SÉRIE A N° 1257

N° D'ORDRE
2126

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Odette TUZET
Assistant à la Faculté des Sciences de Paris.

1re THÈSE. — RECHERCHES SUR LA SPERMATOGENÈSE DES PROSOBRANCHES.

2me THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 4 JUIL 1930 *devant la Commission d'examen.*

MM. DUBOSCQ *Président.*

JOLEAUD
COMBES } *Assesseurs.*

PARIS
ÉDITION DES ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE
LIBRAIRIE H. LE SOUDIER
174, Boulevard Saint-Germain, 174

1930

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

1°. — Les Gastéropodes fossiles.

2°. — Les opinions actuelles sur la pénétration des substances dans le protoplasma chez les cellules végétales.

Vu et approuvé :

Paris, le 4 Octobre 1929

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,

C. MAURAIN

Vu et permis d'imprimer :

LE RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,

S. CHARLÉTY.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552831_0020

SÉRIE A N° 1257

N° D'ORDRE
2126

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Odette TUZET
Assistant à la Faculté des Sciences de Paris.

1re **THÈSE.** — RECHERCHES SUR LA SPERMATOGENÈSE DES PROSOBRANCHES.

2me **THÈSE.** — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le *devant la Commission d'examen.*

MM. DUBOSCQ *Président.*

JOLEAUD, COMBES *Assesseurs.*

PARIS
ÉDITION DES ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE
LIBRAIRIE H. LE SOUDIER
174, Boulevard Saint-Germain, 174

1930

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen ..... C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.

Doyens honoraires..... P. APPELL, M. MOLLIARD.

Professeurs honoraires.
- A. JOANNIS.
- H. LE CHATELIER.
- H. LEBESGUE.
- A. FERNBACH.
- A. LEDUC.
- R. DONGIER.
- E. HÉROUARD.

Professeurs.....

EMILE PICARD	Analyse supérieure et algèbre supérieure.
G. KŒNIGS	Mécanique physique et expérimentale.
E. GOURSAT.....	Calcul différentiel et calcul intégral.
P. JANET.....	Electrotechnique générale.
F. WALLERANT	Minéralogie.
P. PAINLEVÉ	Mécanique analytique et mécanique céleste.
Gabriel BERTRAND .	Chimie biologique.
Mme P. CURIE	Physique générale et radioactivité.
M. CAULLERY.....	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
G. URBAIN.....	Chimie générale.
Emile BOREL.....	Calcul des probabilités et Physique mathém.
L. MARCHIS	Aviation.
Jean PERRIN.....	Chimie physique.
Rémy PERRIER....	Zoologie (Enseignement P. C. N.).
H. ABRAHAM.....	Physique.
M. MOLLIARD.....	Physiologie végétale.
E. CARTAN	Géométrie supérieure.
L. LAPICQUE	Physiologie générale.
E. VESSIOT.....	Théorie des fonctions et théorie des transformations.
A. COTTON.....	Physique générale.
J. DRACH.....	Application de l'analyse à la géométrie.
Charles FABRY.....	Physique.
Charles PÉREZ.....	Zoologie.
Léon BERTRAND ...	Géologie structurale et géologie appliquée.
R. LESPIEAU	Théories chimiques.
E. RABAUD.....	Biologie expérimentale.
P. PORTIER.....	Physiologie comparée.
E. BLAISE.....	Chimie organique.
P.-A. DANGEARD...	Botanique.
Paul MONTEL.....	Mécanique rationnelle.
P. WINTREBERT....	Anatomie et histologie comparées.
O. DUBOSCQ.....	Biologie maritime.
G. JULIA.....	Mathématiques générales.
A. MAILHE.....	Etude des combustibles.
L. LUTAUD.....	Géographie physique et géologie dynamique.
Eugène BLOCH.....	Physique théorique et physique céleste.
Henri VILLAT.....	Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB.....	Géologie.
P. PASCAL.....	Chimie minérale.
N.....	Chimie minérale.
Léon BRILLOUIN ...	Théories physiques.
AUGER.....	Chimie appliquée.
N.....	Astronomie.

E. PÉCHARD.....	Chimie (Enseignt P.C.N.).
M. GUICHARD ...	Chimie minérale
A. GUILLET.....	Physique
G. MAUGUIN. ...	Minéralogie.
L. BLARINGHEM..	Botanique.
A. MICHEL-LÉVY.	Pétrographie.
A. DEREIMS.....	Géologie.
A. DENJOY.....	Calcul différentiel et intégral.
H. BÉNARD	Physique (P. C. N.).
E. DARMOIS.....	Physique.
G. BRUHAT.....	Physique.
H. MOUTON	Chimie physique
L. JOLEAUD.....	Paléontologie.
M. JAVILLIER....	Chimie biologique.
A. DUFOUR	Physique (P. C. N.).
F. PICARD	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
ROBERT-LÉVY...	Zoologie.
L. DUNOYER	Optique appliquée.
A. GUILLIERMOND	Botanique (P. C. N.).
A. DEBIERNE....	Radioactivité.
M. FRÉCHET.....	Calcul des Probabilités et Physiques mathématiques.
N.....	Chimie analytique.

Secrétaire..... A. PACAUD.

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

RECHERCHES SUR LA SPERMATOGENÈSE
DES
PROSOBRANCHES

PAR

ODETTE TUZET

Assistant à la Faculté des Sciences de Paris

SOMMAIRE

Pages

INTRODUCTION 96

PARTIE SPÉCIALE

CHAPITRE PREMIER. *Matériel et techniques* 97

CHAPITRE II. *Prosobranches — Aspidobranches* 101

A. Aspidobranches ayant une seule sorte de spermatozoïdes : I. Historique (p. 101). — 2. Spermatogenèse de *Trochus turbinatus, T. mutabilis, Zizyphinus striatus* et *Z. granulatus* (p. 102). — 3. Spermatogenèse de *Patella caerulea* (p. 106). — 4. Colorations vitales (p. 108).

B. Aspidobranches ayant deux sortes de spermatozoïdes *Theodoxia fluviatilis* : 1. Historique (p. 109). — 2. Topographie du testicule (p. 110). — 3. Lignée typique (p. 110). — 4. Lignée atypique (p. 114). — 5. Observations sur le vivant et colorations vitales (p. 116).

CHAPITRE III. *Pectinibranches à spermatozoïdes atypiques se formant après deux divisions* 118

Historique (p. 118). — 1. Spermatogenèse de *Bythinia tentaculata* (p. 120). — 2. Spermatogenèse de *Cerithium vulgatum* (p. 128).

CHAPITRE IV. *Pectinibranches à spermatozoïdes atypiques se formant après une division. — Conus mediterraneus.* — 1. Spermatogenèse typique (p. 138). — 2. Spermatogenèse atypique (p. 140). — 3. Observations sur le vivant et colorations vitales (p. 144).

CHAPITRE V. *Pectinibranches à spermatozoïdes atypiques se formant sans division* 145

I. Spermatozoïdes atypiques rares : Historique (p. 145). — A. *Pisania maculosa* (p. 146). — B. *Nassa nitida* (p. 147). — C. *Pollia Orbignyi* (p. 151). — D. *Cyclostama elegans* (p. 151). — Observations sur le vivant et colorations vitales (p. 152).

II. Spermatozoïdes atypiques nombreux : Historique (p. 154). — A. *Columbella rustica* (p. 157). — B. *Murex tarentinus, M. Edwardsi, M. brandaris* et *M. trunculus*, 1. Spermatogenèse typique (p. 161) — 2. Spermatogenèse atypique de *Murex brandaris* (p. 163). — Observations sur le vivant et colorations vitales (p. 167).

PARTIE GÉNÉRALE

CHAPITRE PREMIER. *Le noyau* 168

Historique (p. 168). — 1. Le noyau dans la lignée typique (p. 169). — 2. Le noyau dans la lignée atypique (p. 173).

CHAPITRE II. *Les centrosomes et leurs dérivés* 176
Historique (p. 176). — 1. Les centrosomes dans la lignée typique (p. 178). — 2. Les centrosomes dans la lignée atypique (p. 180). — Conclusion (p. 183).
CHAPITRE III. *Les constituants cytoplasmiques* 184
1. Appareil de Golgi, Chondriome, vacuome (p. 191). — 2. Les tégosomes (p. 197).
CHAPITRE IV. *Polymégalie et spermies couplées* 199
1. Polymégalie (p. 199). — 2. Spermies couplées (p. 202).
CHAPITRE V. *Le spermatozoïde atypique* 205
1. Action des agents physique et chimique sur le spermatozoïde atypique (p. 207). — 2. Origine et role des spermatozoïdes atypiques (p. 208), — 3. Comparaison entre le spermatozoïde typique et le spermatozoïde atypique (p. 210).
CONCLUSIONS 211
Index bibliographique 313
Explication des planches 226

INTRODUCTION

J'ai commencé en 1926 l'étude de la double spermatogenèse chez les Gastéropodes prosobranches, en me limitant au seul type *Pisania*, en vue de l'obtention d'un diplôme d'études supérieures que je présentai à la Faculté des Sciences de Montpellier.

Cette étude m'ayant donné des résultats intéressants, je l'ai continuée. J'ai examiné les éléments germinaux mâles d'une vingtaine d'espèces de Prosobranches marins, dulçaquicoles et terrestres.

Dans le présent mémoire, j'ai réuni les diverses observations que j'ai pu faire. Il comprend une partie spéciale dans laquelle j'ai étudié un certain nombre de spermatogenèses et une partie générale où sont coordonnés et interprétés les résultats obtenus.

Au commencement de ce travail, je me fais un agréable devoir d'exprimer ma respectueuse gratitude à Monsieur le professeur Bataillon, qui a suivi, avec intérêt, le développement de mes recherches et m'a accordé toutes les facilités de travail, soit au Laboratoire de Biologie de Montpellier, soit à la Station Zoologique de Sète.

A Monsieur le professeur DUBOSCQ, j'adresse mes respectueux remerciements pour ses précieux conseils et ses encouragements qui m'ont été si utiles aux cours de mes recherches.

Je le remercie également de bien vouloir accueillir mon mémoire aux *Archives de Zoologie expérimentale et générale*.

Je me fais un plaisir d'exprimer ma reconnaissance à M. le professeur GRASSÉ, qui a suivi le cours de mes diverses études et m'a accordé un concours si utile, si empressé, que je ne saurais trop en apprécier la valeur.

PARTIE SPÉCIALE

CHAPITRE PREMIER

Matériel et techniques

Les Prosobranches marins que nous avons examinés ont été recueillis dans l'étang de Thau ou dans les environs immédiats du port de Sète, sauf *Conus mediterraneus* qui nous a été fourni par la Station zoologique russe de Villefranche-sur-Mer. Les espèces dulçaquicoles proviennent des eaux douces des environs de Montpellier. *Bythinia tentaculata* est commun dans les bassins à eau non courante; *Theodoxia fluviatilis* est abondant dans le Lez aux endroits où les eaux sont vives et froides.

Le Prosobranche terrestre dont nous nous sommes occupés, *Cyclostoma elegans* provenait du Périgord.

Pour l'étude de la spermatogenèse, nous avons employé trois méthodes.

1° Nous avons observé les éléments spermatiques sur le vivant, dans l'eau de mer pour les animaux marins, dans le liquide de Ringer ou dans la solution physiologique de chlorure de sodium à 6 à 8 pour 1000 pour les Prosobranches terrestres ou d'eau douce.

2° Nous avons coloré vitalement les éléments de la spermatogenèse par le rouge-neutre, le vert Janus B, le bleu brillant de crésyl, le bleu de méthylène, le violet de gentiane, le violet dahlia. Ces colorants ont été employés en solutions à 1/10.000 ou à 1/20.000, dans l'eau de mer pour les espèces marines, dans le liquide de Ringer ou dans la solution physiologique de chlorure de sodium à 7 pour 1000 pour les espèces dulçaquicoles et terrestres.

Nous avons aussi coloré sur le frais les éléments spermatiques par le mélange de Biondi. Heidenhain :

Orange G.....	100 vol.	sol.	sat.
Fuchsine acide.....	20 vol.	sol.	sat.
Vert de méthyle.....	50 vol.	sol.	sat.

On met sur une lame une goutte de colorant à laquelle on ajoute un peu de sperme dilué dans de l'eau de mer. (Les éléments résistent très bien à une forte concentration en colorant.) Pour que l'opération réussisse,

il faut faire la solution aqueuse de Biondi au moment de l'emploi. Nous avons aussi employé, en opérant comme pour le Biondi, le Soudan III en solution dans l'alcool 70°, mais dans ce cas pour voir apparaître la teinte rouge, il faut laisser agir assez longtemps le colorant.

Le rouge neutre nous a montré le vacuome et l'acrosome de Lenhossek; le vert Janus B, le bleu brillant de crésyl, le bleu de méthylène, le violet de gentiane, le violet dahlia, les mitochondries; le Biondi et le Soudan III, les tégosomes.

3° Nous avons fait l'étude analytique de préparations fixées et colorées.

Pour étudier la spermatogenèse, nous nous sommes servi de coupes et surtout de frottis. Ceux-ci sont très utiles pour l'étude des éléments de petite taille. C'est grâce à leur emploi, que nous avons pu décrire la spermatogenèse chez *Trochus*, *Zizyphinus* et *Patella*. Dans le testicule, les cellules sont serrées les unes contre les autres. Ce n'est qu'après avoir isolé les éléments par le frottis que nous avons pu, par exemple, analyser des phénomènes de spermiogenèse qui se passent dans des cellules d'environ 2 μ.

Les frottis nous ont permis aussi de bien étudier les spermatozoïdes atypiques et de les discerner dans des cas où ils n'avaient pas été signalés. Les spermatozoïdes atypiques se distinguent souvent mal sur les coupes, même lorsqu'ils sont nombreux. Quand ils sont rares, à cause de leur coloration généralement pâle, provenant de leur manque de chromatine, on ne les voit que rarement. Sur les frottis, au contraire, on les distingue bien, ainsi que les divers stades de leur évolution.

En dehors de ces deux cas particuliers, la méthode du frottis nous a rendu de grands services dans l'étude de toutes les spermatogenèses. Les éléments sont séparés les uns des autres, on a ainsi nettement leurs contours. Nous avons pu compter les chromosomes pendant les mitoses et dans ces cas, les spermatogonies et les spermatocytes étant intacts, la numération est exacte, car on a tout le stock de chromatine.

Enfin, nous avons pu, grâce aux frottis, employer des méthodes de fixation et de coloration qui nous ont permis une étude approfondie des constituants du cytoplasme. Nous avons fixé le matériel qui nous a servi à faire les coupes par le Bouin ordinaire, le Bouin alcoolique Duboscq-Brasil, le Bataillon, le Flemming, le Zenker, le Sublimé acétique. Après ces fixations, on a coloré les coupes soit par l'hématoxyline ferrique et l'éosine, soit par la triple coloration de Prenant. On a aussi

employé le mélange de Mann (Bleu de méthylène-éosine), ainsi que la double coloration par la Safranine vert-lumière.

Pour fixer les frottis, nous avons employé le Bouin ordinaire et le Bouin alcoolique Duboscq-Brasil, le temps de fixation, qui est variable, allant de dix minutes à douze ou vingt-quatre heures.

Nous avons aussi employé, pendant les mêmes temps, le liquide de Bataillon :

Acide chromique	2 p. 100	90 parties
Acide acétique		10 parties
Acide picrique à saturation.		

Le sublimé acétique nous a donné, dans certains cas, de bons résultats pour l'étude des centrosomes et des flagelles.

Après ces fixations, nous avons appliqué les diverses colorations citées plus haut. Nous avons aussi coloré les éléments par le carmin boracique de Grenacher.

Ces diverses méthodes nous ont permis d'étudier le noyau, les centrosomes et leurs dérivés, mais nous n'avons pas encore les composants du cytoplasme.

Pour les obtenir nous avons fait des imprégnations métalliques par les méthodes de Kolatcheff et de Mann-Kopch.

Nous avons employé la technique de J. Benoit (**1922**), pour la fixation et la coloration du chondriome.

Fixation par :

Acide chromique	3 p. 100	6 parties.
Acide osmique	2 p. 100	5 parties.
Sublimé à	5 p. 100	dans eau physiologique 5 parties.
Acide trichloracétique	5 p. 100	4 parties pendant 24 heures.

Coloration à la fuchsine d'Altmann.

Différenciation dans l'alcool picriqué.

Et celle de Regaud (**1919**) :

Fixation par le bichromate-formol pendant un à six jours.

Post-chromisation pendant une à quatre semaines dans le bichromate de potassium à 3 p. 100. Coloration à l'hématoxyline ferrique de Regaud :

Solution alcoolique d'hématoxyline cristallisée à 10 p. 100	10 vol.
Glycérine	10 vol.
Eau distillée	80 vol.

Mais pour l'étude des composants du cytoplasme, la méthode qui nous a donné les résultats les meilleurs est celle qui a été décrite par Grassé (**1926**). Un peu du contenu du testicule est porté au-dessus d'une solution à 1 p. 100 d'acide osmique contenu dans une petite salière de cristal. La qualité de la fixation dépend strictement de la durée de l'exposition aux vapeurs. Dans le cas des Prosobranches, le temps varie de dix à vingt secondes suivant les espèces. En agitant très vivement la lame, on fait évaporer l'excès de liquide. On porte alors la préparation dans l'eau courante où elle séjourne de dix à trente minutes. Puis mordançage par une solution d'alun de fer et d'ammoniaque à 3 p. 100 pendant dix à quinze minutes, rinçage rapide à l'eau distillée, coloration à l'hématoxyline durant dix à quinze minutes. On différencie sous le microscope à l'alun de fer 1 p. 100.

Après la fixation par les vapeurs d'acide osmique à 1 p. 100, la préparation ayant séjourné dans l'eau courante pendant vingt minutes, nous avons coloré par la fuchsine acide picriquée d'Altmann. A l'aide ce ces techniques, nous avons pu étudier très facilement le comportement des composants cytoplasmiques pendant les spermatogenèses typiques et atypiques.

Par la première technique de Grassé on a le grand avantage d'avoir sur une même préparation, très nettement, les divers constituants du cytoplasme.

La modification de cette première méthode nous a donné les mitochondries, les tégosomes et l'acrosome de Lenhossek.

Ces méthodes ont l'avantage de conserver parfaitement les éléments. C'est après la fixation par les vapeurs d'acide osmique que les cellules ressemblent le plus à ce qu'on observe sur le vivant. On a ainsi, en très peu de temps, les constituants du cytoplasme, dont la mise en évidence est très longue par les méthodes ordinairement employées. En une demi-heure on a sur un frottis les mitochondries (fixation par les vapeurs d'acide osmique, coloration par la fuchsine picriquée d'Altmann); il faut un mois pour les mettre en évidence par la méthode de Regaud.

Le seul inconvénient de ces méthodes, surtout de la première (la coloration par l'Altamnn est plus facile à pratiquer) c'est qu'elles sont délicates. La réussite doit dépendre du degré de dessiccation du frottis, ce qui est difficile à doser. C'est ce qui peut expliquer les préparations défectueuses que l'on a souvent.

Pour colorer électivement la chromatine, nous avons employé la réaction de Feulgen sur frottis :

Fixation par les vapeurs d'acide osmique ou par le sublimé légèrement acétique, hydrolyse pendant dix minutes dans une solution d'acide chlorhydrique à 10 p. 100 à une température d'environ 55°.

Coloration par la fuchsine de Schiff pendant vingt-quatre heures.

Après coloration, nous passons rapidement les frottis dans le vert-lumière à 1 p. 100 pour colorer le plasma. Cette méthode nous a permis de discerner les restes de chromatine, peu visibles, des spermatozoïdes oligopyrènes de la Paludine et du Cérithe.

La coloration de Mann, après fixation par les vapeurs d'acide osmique, nous a donné dans des cas particuliers des résultats intéressants.

Nous avons enfin utilisé pour étudier les lipoïdes des cellules séminales des Prosobranches la réaction de Smith-Dietrich :

Les frottis sont laissés vingt-quatre heures dans le formol, vingt-quatre heures dans une solution saturée de bichromate de potassium à 40°. Ils sont colorés cinq heures dans l'hématoxyline acétique de Kultschitzky et différenciés dans le mélange borax-ferricyanure de Weigert.

Celle de Ciaccio : les frottis sont fixés quarante-huit heures dans le mélange formol-chromo-acétique. Chromisation pendant cinq à six jours. Coloration par le Soudan III, en solution saturée dans l'alcool 70°, pendant cinq à six jours.

CHAPITRE II

Prosobranches — Aspidobranches

A. — Aspidobranches ayant une seule sorte de spermatozoïdes

I. — Historique

La spermatogenèse des Prosobranches Aspidobranches n'a pas encore été étudiée. Quelques spermatozoïdes mûrs ont été décrits par Retzius (**1906**).

Patten (**1885**) étudie la fécondation artificielle et le développement chez *Haliotis* et *Patella*, il dit n'avoir trouvé qu'une seule sorte de spermatozoïdes chez ces deux espèces ainsi que chez *Fissurella*.

Brock (**1887**) ne trouve que des spermatozoïdes filiformes chez

Patella et *Haliotis* ainsi que chez *Trochus niloticus*, commun sur les récifs de coraux indiens.

Stephenson (**1914**) signale chez *Haliotis tuberculata* des spermatozoïdes tous semblables.

2. — Spermatogenèse de *Trochus (Trochochlea) turbinatus*, *T. mutabilis*, *Zizyphinus striatus* et *Z. granulatus*

Ces espèces ne possèdent qu'une seule sorte de spermatozoïdes. Les processus de la spermatogenèse sont identiques chez ces quatre Aspidobranches.

Nous étudierons la spermatogenèse chez un seul, le *Trochus turbinatus*.

a) Topographie du testicule. — Le testicule de *Trochus turbinatus* est accolé à l'hépatopancréas. Il est composé d'ampoules de taille variable dans lesquelles on rencontre en même temps tous les éléments de la spermatogenèse, depuis les spermatogonies jusqu'aux spermatozoïdes mûrs. La paroi extérieure se compose de deux couches. La première est formée par une seule assise de cellules hautes à gros noyau dont la chromatine se présente sous forme de grains disposés à la périphérie, avec au centre, un gros nucléole nucléinien. Au-dessous, on trouve une couche syncytiale plus épaisse dont les noyaux ont même structure que ceux des cellules situées au-dessus. Dans le protoplasme, on voit des éléments fibrillaires colorés en noir par l'hématoxyline ferrique.

Les ampoules testiculaires sont limitées par une mince couche conjonctive dans laquelle on rencontre de place en place de petits noyaux aplatis, à chromatine granuleuse. Contre les parois, on trouve d'abord les spermatogonies, puis les spermatocytes et au centre les spermatozoïdes mûrs. Ceux-ci sont évacués par un canal déférent.

Le testicule de la plupart des Prosobranches, que nous avons étudiés, présente la même structure que celui de *Trochus turbinatus*. Mais tandis que chez celui-ci, on trouve contre la paroi uniquement des spermatogonies typiques, dans les types possédant une double spermatogenèse, on distingue, le plus souvent dès le stade spermatogonial, les cellules souches des deux lignées typique et atypique.

Nous n'avons pu, dans le cas de *Trochus turbinatus*, observer les gonies primitives, étude que nous avons faite chez *Murex brandaris*, où, comme chez *Cyclostoma elegans*, les ampoules testiculaires ne contiennent pas tous les stades de la spermatogenèse.

b) Spermatogonies. — Les spermatogonies ont environ 5 μ. Leur

chromatine est granuleuse, au centre du noyau, il y a un gros nucléole (fig. 1, pl. IV). Dans le protoplasme, on distingue, dans un espace clair près du noyau, deux centrosomes.

Si on observe les spermatogonies sur des frottis fixés et colorés par la méthode de Grassé (vapeurs d'acide osmique, Prenant), on voit des mitochondries en petits grains groupées à un pôle de la cellule. Près de l'amas mitochondrial, on distingue l'appareil de Golgi composé de deux dictyosomes réunis (fig. 2, pl. IV).

Ceux-ci ont la structure que nous allons retrouver dans les dictyosomes des diverses espèces de Prosobranches que nous étudierons. Ils sont constitués par les deux substances chromophile et chromophobe accolées.

La substance chromophile est externe, elle a la forme d'un bâtonnet généralement convexe. La convexité est tournée vers l'extérieur et plus ou moins accentuée. On peut comparer la substance chromophile à un croissant dont les extrémités seraient, selon les cas, plus ou moins rapprochées. Elle présente une plus grande épaisseur à l'endroit de sa plus grande convexité; les deux extrémités sont généralement effilées. Dans la concavité que forme la substance chromophile, se trouve la chromophobe. Elle est plus claire que la précédente.

Comme nous allons le voir, on trouve chez les Prosobranches les dictyosomes groupés en amas de deux, trois, quatre et plus. Leur substance chromophile est tournée vers l'extérieur.

On peut trouver à l'intérieur de la substance chromophobe, l'acrosome de Lenhossek, colorable par la fuchsine acide et le rouge neutre, le centrosome antérieur et parfois le groupe de centrosomes postérieurs.

Après l'emploi de la méthode de Grassé, la substance chromophile se teint en noir et la chromophobe prend une teinte légèrement gris verdâtre. Nous n'avons jamais coloré les dictyosomes des Prosobranches, ni par la fuchsine acide après fixation osmique, ni sur le vivant par le rouge neutre, le vert Janus, le violet dahlia, le violet de gentiane, le bleu brillant de crésyl.

Nous avons pu observer la division des dictyosomes; elle précède celle du noyau ainsi que l'a décrit Perroncito (1910). Le dictyosome s'étire, un étranglement se produit au centre qui intéresse les deux substances chromophobe et chromophile. L'étranglement devient de plus en plus important les deux dictyosomes fils ainsi formés se détachent et chacun va dans une des cellules-filles.

Les spermatogonies se divisent normalement. Chez *Trochus turbinatus* à cause de la petitesse des éléments, l'observation des mitoses est difficile et nous n'avons pu compter les chromosomes.

c) Spermatocytes. — Le spermatocyte I atteint une taille de 6 μ 2 environ. Le noyau au repos a sa chromatine en blocs irréguliers. Le protoplasme est granuleux et, près du noyau, il y a les deux centrosomes (fig. 3, pl. IV).

Les mitochondries sont en grains et groupées dans un hémisphère. Près de l'amas mitochondrial, on distingue l'appareil de Golgi, composé de deux dictyosomes en forme de croissant, réunis (fig. 4, pl. IV).

Les spermatocytes II n'ont que 4 μ 6. Le noyau au repos présente des blocs de chromatine irréguliers. Le protoplasme granuleux contient dans une petite plage archoplasmique les deux centrosomes (fig. 5, pl. IV).

Fig. 1. *Trochus turbinatus*: *a*, Spermatides réunies par un reste fusorial, Grassé; *b*, Spermatide avec deux masses mitochondriales. Grassé. G = 3.700.

Les mitochondries en grains plus gros que ceux du spermatocyte I (fig. 6, pl. IV) sont, d'une matière générale, réunies à un pôle de la cellule, mais il peut y en avoir quelques-unes dispersées dans le cytoplasme. Près de l'amas mitochondrial se trouve l'appareil de Golgi, composé en général de deux dictyosomes en fer à cheval.

d) Spermiogenèse. — La spermatide jeune a 3 μ 1, sa chromatine est en petits blocs irréguliers. Le cytoplasme granuleux contient dans une petite plage archoplasmique les deux centrosomes (fig. 7, pl. IV). Des spermatides très jeunes, encore réunies par un reste fusorial (fig. 1 *a*), possèdent des mitochondries en grains éparses dans le cytoplasme et un appareil de Golgi formé de deux dictyosomes arqués qui se soudent bientôt pour donner l'idiosome.

Dans la spermatide plus âgée, la chromatine se tasse à la périphérie du noyau (fig. 8, pl. IV) qui prend presque complètement un aspect pycnotique, il reste cependant quelques taches plus claires (fig. 9, pl. IV). Pendant que se produisent ces transformations, les deux centrosomes émigrent au pôle postérieur de la spermatide, l'un d'eux se place au contact du noyau, l'autre à la périphérie de la cellule. Chacun donne son dérivé, le postérieur le flagelle caudal et l'antérieur, le filament chromatique contenu dans le petit canal qu'il a formé à travers le noyau (fig. 10, pl. IV).

Les granules mitochondriaux commencent à se fusionner, ils sont plus gros et moins nombreux que dans la spermatide jeune. L'idiosome à ce stade a déjà évolué, il ne se compose plus de la substance chromophile circulaire entourant la chromophobe, mais on distingue deux masses accolées (fig. 11, pl. IV): l'une plus grosse, arrondie, qui se colore fortement en noir par l'hématoxyline ferrique, c'est le futur acrosome du spermatozoïde; la seconde plus petite, plus claire, résiduelle qui se détachera plus tard et sera rejetée avec le protoplasme. A partir de ce moment, l'acrosome semble ne pas changer de place; l'endroit où il se trouve sera le pôle antérieur du spermatozoïde. Les grains mitochondriaux se soudent et donnent quatre sphères, qui au moment de leur formation sont éparses dans le cytoplasme (fig. 12, pl. IV). Ensuite, elles se placent du côté du noyau opposé à l'acrosome (fig. 14, pl. IV), se soudent deux à deux et donnent les deux masses mitochondriales qui sont autour de la centrodesmose (fig. I *b*).

FIG. II. *Trochus turbinatus*; *a*, Commencement de la poussée du dérivé du centrosome antérieur; *b*, le dérivé du centrosome antérieur est formé en entier. Vap. Os. Altmann. G = 3.700.

Tandis que dans le spermatocyte II, on ne colorait par la fuchsine acide, après fixation par les vapeurs osmiques, que les mitochondries, dans les spermatides l'acrosome se colore en rouge probablement dès sa séparation d'avec le résidu de Golgi, que l'on distingue près de lui quoiqu'il ne soit pas coloré. Cet acrosome colorable par la fuchsine acide et le rouge neutre, comme nous le verrons plus loin, correspond à l'acrosome de LENHOSSEK (**1897**). A l'intérieur on distingue un granule qui prend fortement la fuchsine après fixation osmique et l'éosine après fixation acétique, c'est un centriole (dit antérieur).

De celui-ci part un petit dérivé d'abord court (fig. II *a*), puis qui s'allonge peu à peu (fig. II *b*) pendant que les granules mitochondriaux se soudent pour donner les quatre sphères (fig. 13, pl. IV). Après fixation acétique, on observe aussi le dérivé du centriole antérieur qui traverse l'acrosome formant une sorte de petit filament intra-acrosomien qui vient se placer dans le prolongement du filament chromatique.

La tête spermatique s'allonge, elle devient petit à petit entièrement homogène. Les lacunes claires disparaissent.

Le spermatozoïde mûr (fig. 15, pl. IV) mesure un peu plus de 4 μ sans le flagelle caudal. La tête est de forme légèrement tronconique, percée

en son milieu par le canal contenant le filament chromatique ; elle est surmontée par l'acrosome qui contient le centriole antérieur et son dérivé.

Le segment intermédiaire a la forme d'un disque assez épais. Le centrosome postérieur placé à la partie inférieure du disque mitochondrial donne le flagelle caudal qui est mince et mesure environ 6 μ. Sur les frottis fixés et colorés par la méthode de Grassé, le spermatozoïde presque mûr (fig. 16, pl. IV) se présente comme un petit élément dont la tête claire offre en son milieu le filament chromatique un peu flexueux, l'acrosome est coloré en noir par l'hématoxyline ; il a l'air homogène. Le disque mitochondrial est aussi coloré en noir. Sur le côté on distingue le résidu de Golgi qui va être rejeté avec le protoplasme résiduel. Un spermatozoïde fixé par les vapeurs d'acide osmique et coloré par la fuchsine picriquée d'Altmann présente un disque mitochondrial et un acrosome colorés en rouge.

Chez *Trochus mutabilis*, *Zizyphinus striatus* et *granulatus* les sphères mitochondriales sont plus nombreuses ; il y en a habituellement six. Les spermatozoïdes sont semblables à ceux que nous venons de décrire (fig. 17, 18, pl. IV).

3. — Spermatogenèse de *Patella caerulea*

La spermatogenèse de *Patella caerulea* est presque identique à celle de *Trochus turbinatus* ; mais, ce qui la sépare de cette dernière, c'est la présence, à côté de la lignée normale, de spermatozoïdes géants. Ceux-ci, sont peu nombreux. Nous rattachons leur formation au phénomène de la polymégalie.

a) Spermatogonies. — Les spermatogonies ont environ 3 μ 8 ; elles ont leurs contours individualisés et deux centrosomes. Le noyau a sa chromatine sous forme de blocs arrondis et possède un gros nucléole. Contre la paroi de certaines ampoules, on voit au milieu des spermatogonies normales, une ou deux spermatogonies beaucoup plus grosses de 7 μ 7 environ (fig. 19, pl. IV). Ce sont les cellules souches de la lignée géante. Leur aspect est le même que celui des spermatogonies normales. Il y a un gros nucléole qui se présente sous un aspect un peu particulier, plus clair au centre que sur les bords.

Les spermatogonies se divisent par des mitoses qui paraissent égales. Nous avons observé beaucoup de mitoses, mais nous n'avons pu, à cause de la petitesse des éléments, compter les chromosomes.

b) Spermatocytes. — Les spermatocytes I et II de *Patella caerulea*, de la lignée normale comme de la lignée géante sont analogues à ceux de *Trochus turbinatus*.

Le spermatocyte I, après la période d'accroissement, n'atteint que la taille d'environ 4 μ 6. Il possède deux centrosomes et de la chromatine en blocs irréguliers (fig. 20, pl. IV). Le spermatocyte I de la lignée géante est identique à celui que nous venons de décrire, mais le noyau est plus clair, les blocs chromatiques sont plus espacés (fig. III *a*).

Le spermatocyte II de la lignée géante est identique à celui de la lignée normale ; il n'y a que la taille et la compacité du noyau qui diffèrent.

c) Spermiogenèse. — La spermatide jeune est une petite cellule d'environ 2 μ. La chromatine est en réseau grossier et irrégulier (fig. 22, pl. IV). Le noyau devient de plus en plus compact (fig. 23, pl. IV). Le centrosome antérieur donne le filament chromatique qui en poussant forme son petit canal, le postérieur, le flagelle caudal. Le noyau s'allonge petit à petit et le spermatozoïde adulte se forme.

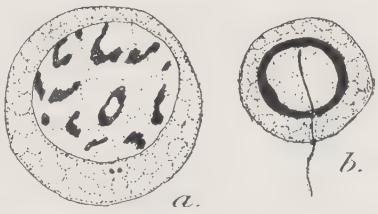


Fig. III. *Patella caerulea*; *a*, gros spermatocyte I; *b*, grande spermatide. Bouin-Prenant. G = 3.700.

Si nous étudions un spermatozoïde adulte normal sur un frottis fixé par le Bouin, mais laissé dans le fixateur peu de temps (cinq à dix minutes), l'acrosome qui est, chez *Patella*, petit et fragile, n'est pas détruit. Le spermatozoïde mûr mesure à peu près 3 μ 1 (sans la queue). L'acrosome, se présente comme un petit capuchon arrondi, et porte à son sommet un petit grain éosinophile. Le dérivé de ce grain en forme de baguette se colore aussi par l'éosine, traverse l'acrosome et vient se placer au-dessus du canal intranucléaire (fig. 24, pl. IV). A la partie postérieure de la tête est le disque mitochondrial. Le flagelle caudal a une longueur d'environ 8 μ.

Sur des frottis fixés pendant un temps plus long, un quart d'heure ou plus, par le Bouin ou d'autres fixateurs acétiques, l'acrosome est détruit et le spermatozoïde y affecte une forme tronconique (fig. 25, pl. IV.)

Le grand spermatozoïde est semblable au normal, mais il mesure environ 7 μ (fig. 26, pl. IV). La spermiogenèse se passe pour les spermatides géantes comme pour les normales (fig. III *b*).

4. — Colorations vitales

Nous avons observé sur le vivant les éléments spermatiques de *Trochus*, *Zizyphinus* et *Patella*. Dans les spermatocytes, on ne distingue que des granulations que nous n'avons pas pu identifier; par contre, les spermatides assez âgées et les spermatozoïdes mûrs se présentent d'une façon très claire. On reconnaît dans le spermatozoïde adulte de *Trochus turbinatus* tous les organites précédemment décrits.

Nous avons aussi coloré vitalement les éléments du testicule de ces Aspidobranches.

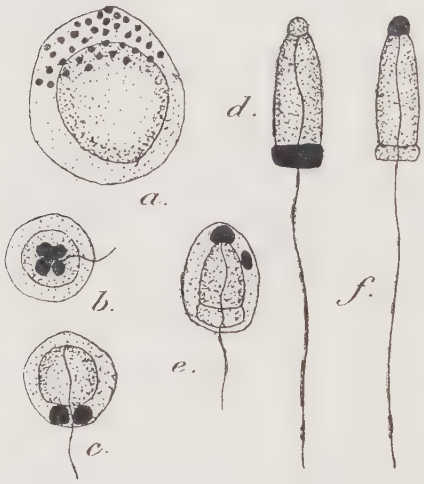


Fig. iv. *Trochus turbinatus* (sur le vivant); *a*, *b*, *c*, *d*, colorés vitalement au vert Janus B; *e*, *f*, colorés vitalement au rouge neutre. G = 3.700. *a*, spermatocyte; *b*, spermatide; *c*, spermatide plus âgée; *d*, spermatozoïde; *e*, spermatide; *f*, spermatozoïde.

a) Vert Janus. — Nous avons coloré au vert Janus B, en solution à $\frac{1}{10.000}$ ou $\frac{1}{20.000}$ les éléments spermatiques des cinq espèces d'Aspidobranches que nous venons d'étudier. Nous avons obtenu chez toutes les mêmes résultats.

Ainsi chez *Trochus turbinatus*, nous avons coloré par le vert Janus les mitochondries. Dans les spermatocytes (fig. iv *a*) nous avons à un pôle de la cellule, un amas de granules verts qui correspondent aux mitochondries. Dans les spermatides, nous colorons les quatre sphères mitochondriales (fig. iv *b*). Dans une spermatide plus âgée on a deux masses vertes à la base du noyau (fig. iv *e*) et dans le spermatozoïde mûr le disque mitochondrial est coloré en vert (fig. iv *d*).

b) Rouge neutre. — Le rouge neutre nous donne aussi des résultats identiques dans les cinq espèces d'Aspidobranches étudiées. Nous l'avons employé en solution au $\frac{1}{10.000}$ dans l'eau de mer ou dans le liquide physiologique.

Les observations les plus claires ont été faites chez *Trochus turbinatus* et *Zizyphinus striatus*.

Dans les spermatocytes de *T. turbinatus* nous voyons, colorés en

rouge, de petits grains dispersés dans le cytoplasme. Nous les interprétons comme du vacuome. L'appareil de Golgi est déjà dans ces éléments composé de deux ou trois dictyosomes groupés ainsi que nous l'avons précédemment montré. Dans une spermatide jeune de *T. turbinatus* nous ne voyons plus de petits granules colorés en rouge, mais, sur le côté du noyau, nous distinguons une masse arrondie qui se colore. Nous l'interprétons comme l'acrosome de Lenhossek qui existe dans la spermatide jeune ainsi que nous l'avons décrit (fig. IV *e*). Une spermatide plus âgée présente son acrosome coloré en rouge et sur le côté, dans le cytoplasme, une petite masse rouge qui est le résidu de Golgi.

Dans le spermatozoïde mûr, le reliquat de Golgi ayant été rejeté avec le protoplasme résiduel, l'acrosome se colore seul en rouge (fig. IV *f*).

B. — Aspidobranches ayant deux sortes de spermatozoïdes

Theodoxia fluviatilis

1. — Historique

Von Brünn (**1884**) a décrit le premier les spermatozoïdes normaux de *Neritina* (*Theodoxia*) *fluviatilis*.

Retzius (**1906**) n'observe pas de spermatozoïdes « vermiformes, » chez *Neritina*, mais il trouve deux sortes de spermatozoïdes « filiformes ».

Kuschakewitsch (**1924**), Alexenko (**1928**) étudient les mitoses de maturation de *Neritina* en s'occupant surtout de l'hétérochromosome.

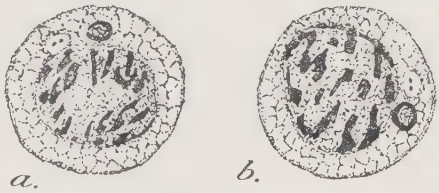


Fig. V. *Theodoxia fluviatilis*. Spermatocyte I. Bouin-Prenant. G = 2.500.

Dans les *Theodoxia* (*Neritina*) *fluviatilis* que nous avons étudiés (**1928**) et qui provenaient des environs de Montpellier (source du Lez), nous n'avons observé qu'une seule sorte de spermatozoïdes typiques. La polymégalie signalée par Retzius n'existe pas dans les Néritines du Lez; par contre, nous avons trouvé chez celles-ci une lignée atypique donnant naissance à des spermatozoïdes apyrènes.

Comme Kuschakewitsch et Alexenko nous avons observé un chromosome X, mais nous lui avons trouvé un partenaire synaptique Y.

Alexenko signale la présence du chromosome X dans le plasma

pendant certains stades de l'évolution nucléaire. Dans nos préparations, nous n'avons jamais vu l'hétérochromosome sortir du noyau et aller dans le cytoplasme. Nous avons cependant des images comparables à celles d'Alexenko (fig. v). Nous interprétons l'anneau que l'on observe dans le plasma comme un appareil de Golgi qui n'a pas été détruit par l'acide acétique du fixateur. Nous avons souvent observé des appareils de Golgi ainsi conservés dans nos préparations.

2. — Topographie du testicule

Le testicule de *Theodoxia fluviatilis* est semblable à celui de *Trochus turbinatus*.

Contre la paroi, on distingue trois catégories de cellules. Les unes ont de gros noyaux arrondis de 9 μ 3 environ, leur chromatine est en petits blocs assez réguliers; il y a un gros nucléole (fig. 29, pl. IV). Le cytoplasme est granuleux et possède un contour défini. Ce sont les cellules nourricières que nous n'avions pas observées chez *T. turbinatus*; autour d'elles sont groupées les spermatogonies. Celles-ci sont de deux sortes; on peut dès ce stade, distinguer la lignée typique de l'atypique.

Les spermatogonies typiques sont des cellules d'environ 6 μ 2.

Les spermatogonies atypiques sont de la même grandeur que les typiques, mais leur noyau permet de les distinguer à première vue de ces dernières. Il est irrégulier au lieu d'être sphérique, la chromatine est en petits blocs plus ou moins arrondis, épars dans le suc nucléaire (fig. 29, pl. IV). Il y a aussi un gros nucléole. Leur cytoplasme est semblable à celui de la spermatogonie typique.

3. — Lignée typique

a) Spermatocytes. — Le spermatocyte I est généralement sphérique, mais son cytoplasme peut présenter à un pôle une sorte de prolongement qui lui donne une forme plus ou moins ovale. Il possède deux centrosomes et de la chromatine en petites masses assez régulières (fig. 30, pl. IV).

Dans le spermatocyte I au repos, les mitochondries sont granuleuses et généralement réunies dans un hémisphère, mais il peut y en avoir d'éparses dans le cytoplasme (fig. 31, pl. IV). L'appareil de Golgi que l'on trouve à leur voisinage est formé par deux dictyosomes arqués, composés des deux substances chromophobe et chromophile. Ils sont réunis et assez gros par rapport à la taille de la cellule.

La chromatine du spermatocyte I qui a achevé son accroissement

est toujours sous forme de grains assez réguliers. Ceux-ci s'orientent, se mettent bout à bout, se soudent. Il se constitue un ruban chromatique assez large enroulé sur lui-même et de calibre irrégulier (fig. 32, pl. IV).

Le ruban d'abord enroulé d'une façon quelconque s'oriente vers un pôle de la cellule. Il est devenu plus grêle et plus long (fig. 33, pl. IV). A ce moment, il commence à se fragmenter. Les deux centrosomes sont dans une petite plage archoplasmique près du pôle vers lequel se dirigent les filaments chromatiques.

Le spirème se dissocie en un certain nombre de segments déjà légèrement orientés (fig. 34, pl. IV). C'est à ce moment que se produit le couplage. Nous n'avons pu observer la façon dont il se produit.

Les anses doubles assez grêles s'orientent et donnent le bouquet dont la base est dirigée vers les deux centrosomes (fig. 35, pl. IV). On voit nettement que ces anses sont moins nombreuses que les filaments chromatiques que nous avions dans le stade précédent.

Mais nous n'avons pas pu les compter durant ces divers processus.

Ces anses, d'abord grêles et tordues, se tassent et donnent des masses arrondies, éparses dans le suc nucléaire, que l'on peut dénombrer et dont on voit bien la duplicité. On a neuf couples qui présentent des différences de taille et de forme.

Dans le cytoplasme qui est granuleux, il y a les deux centrosomes (fig. 36, pl. IV). La figure de division s'organise. A la métaphase, on a, fixés sur un fuseau très net, neuf couples de chromosomes : huit couples d'autosomes et un d'hétérochromosomes composé par un chromosome X et par son partenaire synaptique Y. Le chromosome X se reconnaît tout de suite ; il est allongé et présente deux ou trois étranglements ; son partenaire Y est arrondi et petit (fig. 37, pl. IV).

Le couple d'hétérochromosomes se dissocie le premier. Les chromosomes X et Y se dirigent chacun vers un pôle lorsque les chromosomes ordinaires sont encore sur le plan médian du fuseau (fig. 38, pl. IV).

Theodoxia fluviatilis a donc dix-huit chromosomes dont seize autosomes et deux hétérochromosomes, un chromosome X et un chromosome Y.

Après la division on a des spermatocytes II de valeur différente ; les uns ont huit chromosomes, plus le chromosome X, les autres ont huit chromosomes, plus le chromosome Y.

Les mitochondries, granuleuses dans le spermatocyte I qui vient d'achever son accroissement, se mettent bout à bout, se soudent en donnant des filaments mitochondriaux d'aspect homogène ; ils se répar-

tissent entre les deux cellules-filles. Cette transformation des mitochondries en chondriocontes se produit, dans la plupart des espèces de Prosobranches, que nous avons étudiées. On se trouve en présence d'une véritable évolution du chondriome. Les deux dictyosomes qui composent l'appareil de Golgi du spermatocyte I se divisent par étirement. Il y a deux dictyosomes dans chacune des cellules-filles (fig. 39, pl. IV).

Le spermatocyte II revenu à l'état de repos a sa chromatine en petits blocs assez irréguliers et deux centrosomes (fig. 40, pl. IV). Les mitochondries se sont résolues de nouveau en granules, ceux-ci sont plus gros que ceux qu'on a trouvés dans le spermatocyte I. Ils sont réunis. Près de l'amas mitochondrial, on voit l'appareil de Golgi composé de deux dictyosomes, en forme de demi-lune (fig. 41, pl. IV).

La division du spermatocyte II se fait par des mitoses normales qui portent sur un stock de huit chromosomes plus un hétérochromosome. On distingue assez facilement en métaphase les spermatocytes II qui ont reçu le chromosome X de ceux qui ont reçu Y. Ce dernier est plus petit que les chromosomes normaux.

Les mitochondries granuleuses du spermatocyte II se mettent bout à bout et donnent des bâtonnets qui se répartissent entre les deux cellules filles. Les deux dictyosomes se divisent par étirement et chacune des parties va à un pôle du fuseau (fig. 44, pl. IV).

b) Spermiogenèse. — Une spermatide jeune est une petite cellule à protoplasme granuleux qui contient deux centrosomes et à chromatine en masses assez irrégulières (fig. 45, pl. IV). Les filaments mitochondriaux se résolvent en granules plus gros que ceux du spermatocyte II.

Les deux dictyosomes que l'on trouve encore séparés dans une spermatide très jeune se soudent (fig. 46, pl. IV). Dans certains cas, lorsque la substance chromophile n'entoure pas complètement la chromophobe, on distingue sur le bord plus clair un petit point qui se colore en noir par l'hématoxyline, le granule se voit aussi après fixation acétique, c'est le centriole (dit antérieur).

La chromatine se tasse sur le bord du noyau et forme une couronne irrégulière (fig. 47, pl. IV). Les contours se régularisent peu à peu. Le noyau se présente comme une boule claire entourée d'un anneau foncé (fig. 48, pl. IV), puis la chromatine se porte à un pôle du noyau, et forme une calotte. Les centrosomes émigrent au pôle de la cellule opposé à la calotte chromatique. Ils se séparent et vont à la périphérie de la cellule et du

noyau. Chacun donne naissance à un dérivé. Le filament chromatique pousse à travers le noyau. On le distingue très bien dans le suc nucléaire (fig. 49, pl. IV).

La condensation de la chromatine se poursuit, la calotte pycnotique devient de plus en plus grande et atteint par ses bords le pôle opposé à son sommet (fig. 50, pl. IV). Pendant ce temps le filament chromatique a traversé le noyau, de part en part, il perce la chromatine déjà condensée en achevant sa poussée.

Le noyau devient entièrement pycnotique, sauf autour du filament chromatique qui se trouve ainsi dans un canal. Celui-ci présente chez *Theodoxia* une section longitudinale de forme lenticulaire très caractéristique due probablement à son mode de formation (fig. 51, pl. IV),

Les granules mitochondriaux assez nombreux dans la spermatide jeune se soudent les uns aux autres pour donner des granules plus gros et moins nombreux et, enfin, six à huit sphères mitochondriales (fig. 52, 53, pl. IV).

Ces sphères, d'abord éparses dans le plasma vont à un pôle de la cellule et se fusionnent probablement deux à deux pour donner trois ou quatre sphères plus grosses (fig. 54, 55, pl. IV), qui restent indépendantes et se localisent au même pôle. Une de celles-ci se superpose sur le bord du noyau au centrosome antérieur; au-dessus d'elle on voit le filament chromatique qui commence à pousser (fig. 55, pl. IV).

Les sphères mitochondriales se rapprochent et se soudent en donnant une figure très caractéristique qui ressemble à un trèfle à trois ou quatre feuilles courtes et renflées.

Au pôle antérieur du noyau on distingue un petit granule fuchsinophile qui n'est autre que l'acrosome de Lenhossek (1897) (fig. 56, pl. IV). Pendant que se produisaient dans le système mitochondrial les changements que nous venons de décrire, l'appareil de Golgi d'abord sur le côté du noyau, est monté vers le sommet, et s'est mis en contact avec celui-ci par son grain intraidiosomien (fig. 57, pl. IV). L'acrosome se forme aux dépens d'une partie de l'appareil de Golgi, ce qui n'est pas employé se sépare et constitue un résidu qui descend le long du noyau. L'acrosome, petit, a la forme d'un capuchon (fig. 58, pl. IV).

La spermatide s'allonge. Le canal du filament chromatique conserve longtemps sa section lenticulaire, puis il change peu à peu pour devenir cylindrique dans le spermatozoïde mûr. Sur des frottis fixés pendant peu de temps au Bouin, on voit dans les spermatides et dans les sperma-

tozoïdes l'acrosome sous la forme d'un petit capuchon légèrement coloré en vert par le vert lumière. Entre l'acrosome et le sommet du noyau on distingue un petit granule éosinophile (fig. 59, pl. IV) c'est le centriole dit antérieur.

Il se produit ici, comme chez *Patella*, une digestion de l'acrosome après fixation par le Bouin.

Pendant que la spermatide s'allonge, les masses mitochondriales se soudent en un unique amas (fig. 60, pl. IV), qui s'allonge peu à peu pour donner le segment intermédiaire du spermatozoïde.

Ce spermatozoïde mûr (fig. 61, pl. IV) a une longueur totale d'environ 70 μ. Le segment intermédiaire est un peu plus court que la tête.

Sur les frottis fixés par les vapeurs d'acide osmique et colorés par la fuchsine picriquée d'Altmann, nous voyons apparaître dans les spermatides âgées et les spermatozoïdes mûrs une formation qui se colore en rouge par la fuchsine, ce sont les tégosomes que nous avons déjà décrits avec Grassé (**1929**).

Autour de la tête d'une spermatide âgée, on distingue un certain nombre d'anneaux plus ou moins continus qui se colorent en rouge par la fuchsine (fig. 62, pl. IV).

Dans le spermatozoïde, les tégosomes se présentent sous forme d'écailles qui alternent de part et d'autre de la tête (fig. 63, pl. IV).

Hyman (**1923**) trouve dans le spermatozoïde de *Fasciolaria tulipa* une formation comparable à celle que nous venons de décrire dans la spermatide de *Theodoxia*. Il dit que le nombre des gonflements de la tête est constant et qu'il s'accorde assez étroitement avec celui des chromosomes haploïdes. Il pense que ces gonflements représentent l'arrangement des chromosomes dans la tête. Cette manière de voir est inacceptable dans le cas de *Theodoxia*, tout à fait comparable à celui de *Fasciolaria*, ces formations n'ont pas les caractères de la chromatine et sont d'ailleurs extra-nucléaires.

4. — Lignée atypique

La lignée atypique se distingue de la lignée typique dès le stade spermatogonie.

La spermatogonie atypique que nous avons décrite donne directement, sans passer par aucune division de maturation, le spermatozoïde qui est apyrène, c'est-à-dire qui ne possède plus de chromatine démasquable.

Elle passe par une courte période d'accroissement donnant le spermatoblaste (Reinke, **1914**) dont le noyau a régularisé ses contours. La chromatine se présente sous forme de blocs plus ou moins arrondis épars dans le suc nucléaire. On distingue dans le cytoplasme deux centrosomes (fig. 64, pl. IV), qui se divisent ensuite en quatre ou cinq centrioles.

Les mitochondries sont granuleuses et groupées. L'appareil de Golgi, dans leur voisinage, est constitué par un gros dictyosome dont la substance chromophile, presque annulaire, entoure la substance chromophobe (fig. 65, pl. IV).

La membrane nucléaire disparaît et les blocs arrondis de chromatine deviennent libres dans le protoplasme. Les centrosomes se portent à la périphérie de la cellule (fig. 66, pl. IV).

Les vésicules chromatiques sont d'abord éparses dans la cellule. Elles se réunissent ensuite en quatre ou cinq groupes (fig. 67, pl. IV).

Pendant que s'accomplissait ce processus, les centrosomes qui étaient à la périphérie de la cellule glissent le long de celle-ci et viennent se réunir à un pôle (fig. 68, pl. IV).

Les mitochondries toujours granuleuses, ne sont plus polarisées, elles sont éparses dans le cytoplasme. L'appareil de Golgi n'a pas changé (fig. 69, pl. IV).

Le spermatoblaste commence à s'allonger. De chacun des centrosomes réunis au pôle postérieur, poussent vers l'extérieur un flagelle et vers l'intérieur une racine flagellaire. Le faisceau des racines flagellaires traverse peu à peu tout le corps du spermatoblaste. Pendant ce temps les vésicules chromatiques se sont gonflées et se présentent comme des boules claires dont les parois foncées deviennent de plus en plus minces. Ces vésicules disparaissent petit à petit dans le cytoplasme (fig. 70, pl. IV).

Les mitochondries granuleuses se mettent bout à bout et forment des chapelets qui se disposent dans le sens de la longueur du spermatoblaste (fig. 71, pl. IV). Elles ne restent pas longtemps sous cette forme, car les chapelets se résolvent de nouveau en granules.

Le spermatozoïde adulte (fig. 72, pl. V) mesure environ 46 μ, il est allongé, effilé à ses deux extrémités.

L'antérieure est constituée par une sorte de capuchon (fig. 73, pl. V) dont nous n'avons pas pu suivre la genèse. Nous pensons qu'il est l'homologue de celui que nous avons décrit dans le spermatozoïde atypique de *Murex trunculus* (**1929**) et que nous avons assimilé à un véritable acrosome.

Le spermatozoïde est complètement apyrène (réaction de Feulgen négative).

Les flagelles qui se trouvaient à son extrémité arrondie ont régressé, puis disparu. Les racines flagellaires se sont écartées les unes des autres et dessinent dans le corps du spermatozoïde des stries peu visibles. Dans le cytoplasme on trouve des inclusions arrondies qui se colorent en vert après fixation au Bouin et coloration au Prenant. Les mitochondries sont granuleuses, disposées comme un manteau à la surface du corps du spermatozoïde. Le résidu de Golgi se trouve vers le milieu du corps de celui-ci (fig. 73, pl. V).

5. — Observations sur le vivant. — Colorations vitales

a) *Observations sur le vivant.* — Nous avons observé sur le frais, les éléments spermatiques de *Theodoxia fluviatilis* dans la solution physiologique à 7 p. 1000 de chlorure de sodium et dans l'eau douce. Dans la solution physiologique les spermatozoïdes sont immobiles, tandis que dans l'eau de source ils sont très actifs et animés de mouvements rapides qui persistent pendant longtemps.

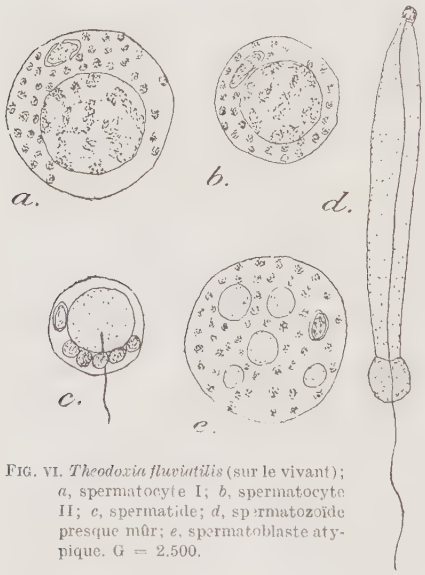


Fig. vi. *Theodoxia fluviatilis* (sur le vivant); *a*, spermatocyte I; *b*, spermatocyte II; *c*, spermatide; *d*, spermatozoïde presque mûr; *e*, spermatoblaste atypique. G = 2.500.

Dans le spermatocyte I (fig. vi *a*), le spermatocyte II (fig. iv *b*), les spermatides (fig. vi *c*) et les spermatozoïdes (fig. vi *d*) on peut observer sur le vivant la plupart des organites précédemment décrits : le noyau et son réseau de chromatine, l'appareil de Golgi, des granules colorables, comme nous allons le voir, soit par le vert Janus B, soit par le rouge neutre ; dans la lignée atypique, on voit l'appareil de Golgi, qui se présente comme une petite masse moins réfringente que le protoplasme et enfin des granules qui sont les mitochondries et les vacuoles (fig. vi *e*).

b) *Rouge neutre.* — On colore par le rouge neutre, dans les spermatocytes I et II, des grains dans le cytoplasme. Ils correspondent à certains des granules qu'on avait vus sans coloration sur le vivant. Nous ne pou-

vons les assimiler à l'appareil de Golgi, car dans ces spermatocytes on voit nettement l'appareil de Golgi, composé de deux dictyosomes, moins réfringents que le cytoplasme (fig. VII *a-b*). Il est identique à celui que nous ont montré les préparations fixées et colorées.

Dans les spermatides jeunes, il n'y a généralement plus de vacuome; on colore d'une façon inconstante un ou deux tout petits grains.

Après la formation de l'acrosome, le résidu de l'appareil de Golgi et

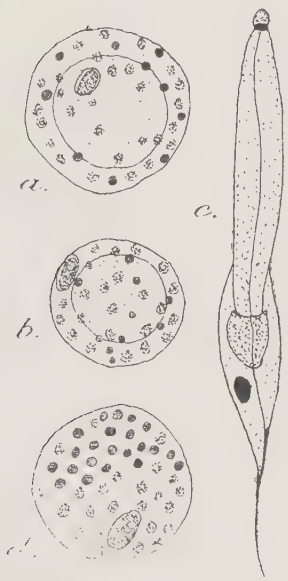


FIG. VII. *Theodoxia fluviatilis*. Rouge neutre; *a*, spermatocyte I; *b*, Spermatocyte II; *c*, spermatide âgée; *d*, spermatoblaste atypique. G = 2.500.

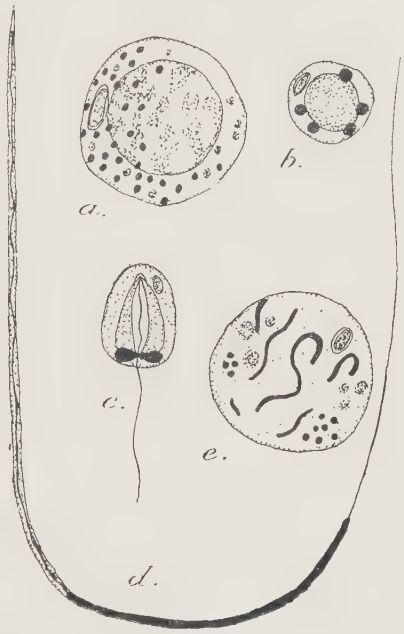


FIG. VIII. *Theodoxia fluviatilis*. Vert Janus B.; *a*, spermatocyte I; *b*, spermatide jeune; *c*, spermatide plus âgée; *d*, spermatozoïde; *e*, spermatoblaste atypique. G = 2.500.

l'acrosome de Lenhossek se colorent en rouge (fig. VII *c*). Dans le spermatozoïde mûr, après le rejet de la larme cytoplasmique, le rouge neutre ne colore que l'acrosome de Lenhossek. Dans la lignée atypique on colore des vacuoles nombreuses et généralement localisées à un pôle du spermatoblaste ou du spermatozoïde (fig. VII *d*).

c) *Vert Janus*. — Dans les deux lignées typiques et atypiques, on colore constamment et uniquement les mitochondries, les granules mitochondriaux des spermatocytes I et II, les sphères de la spermatide et le manchon mitochondrial du spermatozoïde (fig. VIII *a*, *b*, *c*, *d*). Dans

la lignée atypique les mitochondries granuleuses des spermatoblastes. et celles du manteau du spermatozoïde apyrène (fig. VIII e) prennent le vert Janus B.

CHAPITRE III

Pectinibranches à spermatozoïdes atypiques se formant après deux divisions

Historique

C'est chez un de ces Pectinibranches, la Paludine (*Vivipara vivipara*) que fut découverte la double spermatogenèse. Nous devons donc mentionner ici l'importante bibliographie relative à la Paludine.

Treviranus (**1824**) décrit rapidement les spermies atypiques de la Paludine, il les tient pour les seuls éléments séminaux de ces animaux.

Siebold (**1837**), Kölliker (**1847**), Baudelot (**1865**) observent les deux sortes de spermatozoïdes, filiformes et vermiformes. Pour eux, les vermiformes ne sont qu'une phase du développement des filiformes.

Leydig (**1850**) et Duval (**1888**) démontrent que les deux formes de spermatozoïdes sont distinctes.

Brunn (von) (**1884**) admet que les spermatozoïdes vermiformes représentent les ovules qui se développaient dans la glande génitale des hermaphrodites.

Platner (**1889**) étudie les divisions des cellules séminales de la Paludine. Auerbach (**1896**) établit que la chromatine a presque entièrement disparu durant le développement du spermatozoïde vermiforme. Il signale un « Nebenkern » dans les spermatogonies.

Erlanger (**1897**) fait une description minutieuse du spermatozoïde vermiforme. C'est à Meves (**1903**) que revient le mérite d'avoir étudié, d'une manière complète et définitive la formation des spermatozoïdes filiformes ou eupyrènes et des spermatozoïdes vermiformes ou oligopyrènes de la Paludine. Il divise le développement des cellules séminales typiques en trois périodes.

La période de multiplication, la période d'accroissement et la période de maturation.

Il les analyse en détail.

Il décrit ensuite la formation du spermatozoïde eupyrène et le compor-

tement des éléments chromatique et cytoplasmique durant ces processus. Dans la lignée atypique il retrouve les trois périodes.

Durant la période d'accroissement les spermatogonies grossissent beaucoup et prennent une forme de poire.

Il se produit ensuite la période de maturation. Au moment de la première division les centrosomes se résolvent en grains, les chromosomes sont libérés ils vont au voisinage des deux pôles mais n'y demeurent pas; ils se transforment en vésicules et la division se produit.

A la deuxième division un seul chromosome se dirige à chaque pôle du fuseau, les chromosomes vésiculeux dégénèrent.

La spermatide évolue et donne le spermatozoïde. Il est oligopyrène car il a conservé une fraction de la substance chromatique, il est traversé de part en part par les racines des douze flagelles qu'il porte à une de ses extrémités.

Meves pense que ces spermatozoïdes ne sont pas capables de féconder l'œuf.

Perroncito (**1910**) étudie le spermatogenèse de la Paludine uniquement au point de vue des mitochondries et de l'appareil de Golgi.

Artom (**1914-1919-1920**) s'occupe de points particuliers de cette même spermatogenèse.

Bronté Gatenby (**1918-1919**) et Alexenko (**1926**) reprennent l'étude des constituants cytoplasmiques des éléments spermatiques.

Un moins grand nombre de travaux ont été publiés sur *Bythinia tentaculata* et *Cerithium vulgatum*.

Brunn (von) (**1884**) figure le spermatozoïde de *Bythinia tentaculata*; il ne signale qu'une seule forme d'éléments. Il trouve chez *Cerithium vulgatum* deux sortes de spermatozoïdes; les uns normaux typiques, les autres atypiques.

Kemnitz (**1914**) décrit chez *Bythinia* deux espèces de spermatozoïdes. Ils se forment tous les deux après deux divisions et sont semblables, mais de taille différente. Kemnitz considère l'un comme normal, l'autre comme atypique oligopyrène.

Ankel (**1924-1925**) trouve, dans la même espèce, trois sortes de spermatozoïdes se formant chacune après deux divisions de maturation. Ils sont aussi semblables et de tailles différentes. Les moyens sont considérés comme seuls normaux. Ankel les appelle « eupyrènes ». Les plus gros et les plus petits respectivement appelés « hyperpyrènes et oligopyrènes » correspondraient aux spermatozoïdes atypiques de la Paludine.

Dans cette dernière espèce, il existerait aussi, d'après Ankel, des spermatozoïdes géants hyperpyrènes qui auraient échappé aux auteurs.

Stéphan (**1903**) étudiant le développement des spermies de *Cerithium vulgatum*, décrit dans la lignée typique une baguette qui traverse la tête du spermatozoïde. Il constate que les spermies atypiques du Cérithe commencent à se former comme des spermies oligopyrènes de Paludine, mais qu'ensuite toute trace de substance nucléaire disparaît et que les éléments adultes deviennent tout à fait apyrènes.

Schitz (**1920**) reprend l'étude du Cérithe, il ne trouve pas de division de maturation dans la lignée atypique. Le spermatozoïde atypique qui se forme directement à partir de la spermatogonie est pour lui apyrène.

Kuschakewitsch (**1921**) publie un important mémoire sur la spermatogenèse de *Cerithium vulgatum*. Il trouve des spermatozoïdes atypiques oligopyrènes qui se forment après deux divisions.

Monné (**1927**) colore vitalement par le rouge neutre le spermatocyte I de *Cerithium vulgatum*. Il distingue parfaitement l'appareil de Golgi non coloré sous la forme d'un anneau parfaitement circulaire. Le contenu de l'anneau se colore uniformément en rouge, la périphérie restant incolore; après quelque temps la tache rouge disparaît et à sa place apparraissent des corpuscules rouges. D'autres corpuscules rouges sont épars dans tout le cytoplasme.

Nous avons (**1928**) signalé la présence, d'une lignée atypique chez *Bythinia tentaculata* et d'une lignée typique possédant des spermatozoïdes tous semblables mais dont la taille varie de 7 μ 7 environ à 1 μ 5 (acrosome + tête), et étudié (**1929**) l'idiozome et les centrosomes de la lignée mâle typique de *Cerithium vulgatum*.

1. — Spermatogenèse de Bythinia tentaculata.

Le testicule de *Bythinia tentaculata* a la même structure que celui de *Trochus turbinatus* et de *Theodoxia fluviatilis*. Comme chez *Theodoxia*, on observe des cellules nourricières qu'entourent les noyaux des cellules souches des spermatogonies.

Spermatogonies

Elles sont de tailles différentes. Celle-ci peut aller de 10 μ environ à 3 μ 5. Les spermatogonies d'une taille intermédiaire, voisine de 5 μ, sont les plus nombreuses. Les spermatogonies se distinguent des sperma-

tocytes par l'aspect du plasma qui est plus clair et par celui du noyau qui présente des blocs chromatiques irréguliers plus ou moins sphériques. Dans le cytoplasme, on distingue assez facilement deux centrosomes (fig. 74, 75, 76, pl. V).

Il ne nous a pas été possible de distinguer la lignée typique de l'atypique dès le stade spermatogonial.

Les cellules souches de la lignée atypique doivent se trouver parmi les spermatogonies de taille moyenne, environ 5 μ.

Les spermatogonies ont de petites mitochondries granuleuses, le plus souvent réunies dans un hémisphère. L'appareil de Golgi est formé de deux dictyosomes arqués (fig. 77, pl. V).

Lignée typique

a) *Spermatocytes.* — On trouve chez *Bythinia* pour les spermatocytes I, comme pour les spermatogonies, des tailles diverses.

La chromatine du spermatocyte I au repos est sous forme de blocs réguliers (fig. 78, 79, 80, pl. V).

Le noyau des gros spermatocytes I est plus clair que celui des moyens et celui-ci l'est plus que celui des petits qui contient proportionnellement plus de chromatine et moins de suc nucléaire.

Nous avons mesuré des spermatocytes I ayant par exemple 9 μ 3, 7 μ 7, 4 μ 6, 3 μ 1; on trouve d'autres tailles intermédiaires.

Par leurs centrosomes et leurs constituants cytoplasmiques, les spermatocytes de *Bythinia* ressemblent à ceux de *Theodoxia*. L'appareil de Golgi est composé de deux dictyosomes en croissant (fig. 81, pl. V).

Les blocs de chromatine du spermatocyte I se mettent bout à bout; un spirème long et mince fortement replié sur lui-même se constitue (fig. 82, pl. V). Il se fragmente et donne des anses grêles qui s'orientent vers un pôle du noyau. Elles se couplent deux à deux en anses moins nombreuses, plus épaisses et plus trapues (fig. 83, pl. V).

La contraction se continue, les couples sous forme d'anneaux, puis de masses chromatiques plus ou moins sphériques, deviennent libres dans le suc nucléaire.

Nous avons compté dix-sept chromosomes bivalents (fig. 84, pl. V), et nous n'avons pas observé d'hétérochromosome.

A la prophase, les granules mitochondriaux se mettent bout à bout et donnent des cordons qui seront répartis à la métaphase entre les deux cellules-filles (fig. 85, pl. V). Les deux dictyosomes se divisent par

étirement chacune des parties formées va dans un spermatocyte II.

Ankel a bien décrit la division du spermatocyte I, mais ce qui lui a échappé, c'est que toutes ces mitoses ne sont pas de même grandeur. Il existe des mitoses parfaitement normales de diverses tailles. Elles correspondent aux divisions des spermatocytes I de différentes grosseurs. Le spermatocyte II revenu à l'état de repos a sa chromatine sous forme de blocs assez réguliers (fig. 86, pl. V).

Les rubans mitochondriaux se sont résolus en granules groupés à un pôle de la cellule. Les deux dictyosomes sont en forme de demi-lune (fig. 87, pl. V).

Fig. IX. *Bythinia tentaculata.* Vap. ac. osm. Altmann; *a*, spermatide; *b*, spermatide âgée; *c*, spermatozoïde. G 2.500.

La deuxième division de maturation est équationnelle. Les couples chromosomiens sont plus trapus que dans la première (fig. 88, pl. V). Les granules mitochondriaux se mettent de nouveau bout à bout pour donner des filaments qui seront répartis entre les deux cellules-filles (fig. 89, pl. V).

b) *Spermiogenèse.* — Après la division des spermatocytes II, on se trouve en présence de spermatides de différentes tailles. La spermiogenèse s'effectue identiquement pour toutes et on arrive à des spermatozoïdes homologues différant surtout par leur grandeur.

Ankel indique cette spermiogenèse identique pour les spermatozoïdes moyens (ses eupyrènes) et pour les plus petits et les plus gros (ses oligopyrènes et ses hyperpyrènes).

Il y a quelques figures d'Ankel que nous ne pouvons pas interpréter; ce sont celles ayant trait aux « hyperpyrène Restkörper », nous n'en avons jamais trouvé de superposables dans nos préparations.

La spermiogenèse est semblable à celle que nous avons observée chez *Theodoxia fluviatilis* (fig. 90, 91, pl. V). La chromatine vient s'accumuler au futur pôle postérieur. Les mitochondries granuleuses, d'abord éparses dans le cytoplasme; se mettent bout à bout par groupe de quatre ou de cinq. Les granules mitochondriaux se soudent. Ils donnent des sphères mitochondriales d'abord arrondies et nombreuses (fig. 94, pl. V). On a ensuite des masses plus grosses, ovales, vues par Ankel (fig. 95,

pl. V). A ce stade l'appareil de Golgi se dirige vers le pôle opposé aux sphères mitochondriales.

Il est formé par un unique dictyosome. (Les deux dictyosomes que l'on distinguait encore dans la spermatide très jeune se sont fusionnés.) Au bord opposé de la convexité de l'arc on trouve accolé à la substance chromophobe un granule colorable, c'est le centrosome (dit antérieur) (fig. 92, pl. V). Il se trouve à l'intérieur de l'acrosome de Lenhossek qui se colore par la fuchsine acide après fixation osmique (fig. IX *a*, *b*) et vitalement par le rouge neutre. L'évolution se poursuit (fig. 96, 97, pl. V).

La spermatide s'allonge et on arrive au spermatozoïde mûr. Il présente une tête de forme légèrement tronconique, traversée par le canal du filament chromatique. A la partie antérieure, on voit l'acrosome, petit, légèrement coloré en vert après fixation par le Bouin et coloration au Prenant; au point de contact de l'acrosome et de la tête on distingue le centriole antérieur. Le segment intermédiaire est long et se termine par le flagelle caudal (fig. 98, pl. V). Sur les frottis fixés et colorés par la méthode de Grassé, ou fixés par la même méthode et colorés par la fuchsine picriquée d'Altmann, le spermatozoïde a une tête claire dans laquelle on distingue le filament chromatique. L'acrosome a la forme d'une petite coiffe; il présente à son point de contact avec le noyau, soit le centriole (fig. 99, pl. V), soit une sorte de disque coloré en rouge, l'acrosome de Lenhossek (fig. IX *c*).

On est en présence de spermatozoïdes tous semblables, mais dont la taille varie dans de larges limites allant de 7 μ 7 environ à 1 μ 4 (acrosome + tête) (fig. X).

FIG. X. *Bythinia tentaculata*. Spermatozoïdes. Bouin-Prenant. G = 2.500.

On trouve des spermatozoïdes s'étageant dans tout cet intervalle. Ils dérivent comme nous venons de le voir de spermatogonies et de spermatocytes inégaux. Les noyaux des gros spermatocytes étant moins denses que ceux des moyens et ceux-ci l'étant moins que ceux des plus petits, les têtes des spermatozoïdes doivent contenir une masse de chromatine à peu près égale; c'est celle du suc nucléaire qui varie. Mais c'est surtout la masse des constituants cytoplasmiques qui varie; cependant l'acrosome et surtout le segment intermédiaire ne sont pas relativement de même grandeur dans les spermatozoïdes des diverses tailles. Le segment intermédiaire est relativement plus court dans les gros spermatozoïdes que dans les petits.

Il n'y a donc pas des spermatozoïdes de deux dimensions (Kemnitz), ni de trois (Ankel). Tout au plus, si l'on peut dire, trois tailles principales et tous les intermédiaires entre celles-ci.

Bythinia tentaculata présente un cas très net du phénomène de la polymégalie.

Lignée atypique

Nous avons trouvé chez *Bythinia tentaculata* une lignée atypique qui avait échappé à Ankel. Les spermatozoïdes atypiques sont rares, surtout à certaines saisons. Nous en avons trouvé en plus grand nombre dans les testicules qui avaient été fixés au printemps que dans ceux fixés en automne.

Ces spermatozoïdes sont fragiles et, étant apyrènes, ils ne se colorent pas fortement. A cause de cela, ils sont très difficiles à voir sur les coupes. Sur les frottis on peut les étudier assez facilement. Nous rapportons les mitoses anormales vues par Ankel à cette lignée atypique. Cet auteur, n'ayant pas discerné les atypiques, explique par celles-ci les différences de tailles des spermatozoïdes.

Les mitoses ressemblent beaucoup à celles décrites par Meves chez la Paludine au point de vue chromatique comme au point de vue centrosomien. Nous avons dit plus haut que nous n'avions pu arriver à distinguer les spermatogonies atypiques des typiques. Ce n'est qu'à partir du spermatocyte I que nous séparons les deux lignées.

a) *Spermatocytes.* — Le spermatocyte I passe par une période d'accroissement, il se distingue des gros spermatocytes I typiques par un réseau chromatique plus irrégulier, celui-ci présentant des blocs chromatiques, assez gros, disséminés de ci, de là. La chromatine se transforme

peu à peu : on a un noyau clair ayant à son intérieur des blocs arrondis ou ovales épars dans le suc nucléaire. Les deux centrosomes se sont divisés ; dans le protoplasme granuleux on distingue une petite plage archoplasmique contenant quatre à cinq centrosomes (fig. 100, pl. V).

Les mitochondries de cet élément se présentent d'abord sous forme de grains (fig. 101, pl. V); ceux-ci se mettent bout à bout et donnent des cordons mitochondriaux (fig. 102, pl. V) qui se soudent enfin en un unique filament (fig. 103, pl. V).

L'appareil de Golgi est composé d'un gros dictyosome en croissant (fig. 103, pl. V).

La membrane nucléaire disparaît, les blocs chromatiques sont libérés dans le cytoplasme. Il se produit alors la première figure de division qui a été décrite et figurée par Ankel.

Sur des fibres fusoriales les vésicules chromatiques sont dispersées sans ordre. La répartition se fait ensuite. Les vésicules vont à un pôle sauf quatre qui se portent au pôle opposé. Nous n'avons pas trouvé de centrosomes aux deux extrémités du fuseau; mais, sur le bord de la cellule nous trouvons dans une petite plage claire les centrosomes (fig. 104, pl. V).

Pendant cette première division, le ruban mitochondrial s'est fragmenté en bâtonnets qui seront répartis entre les deux spermatocytes II.

Le gros dictyosome qui forme l'appareil de Golgi se divise par étirement suivi d'étranglement, une partie va dans chacune des cellules-filles (fig. 106, pl. V).

La division s'accomplit, la masse cytoplasmique s'étire et les deux éléments qui résultent de ces processus se séparent.

Les centrosomes sont répartis entre les deux cellules-filles.

Souvent, avant même que les spermatocytes II soient séparés, la deuxième division de maturation se produit dans les éléments ayant quatre blocs chromatiques (fig. 107, pl. V), mais le plus souvent les deux cellules-filles se séparent avant la deuxième mitose. Le noyau ne se reconstitue pas, la deuxième division s'effectue immédiatement. Elle consiste en une répartition égale des vésicules chromatiques entre les cellules-filles. La division du spermatocyte II n'ayant reçu que quatre vésicules chromatiques donne naissance à deux spermatides possédant chacune deux vésicules. Les blocs sont épars sur des fibres fusoriales, les centrosomes sont ici aussi sur le côté du fuseau (fig. 108, pl. V).

Les vésicules chromatiques les plus nombreuses ont l'air de se répartir

à peu près également entre les deux cellules-filles (fig. 109, pl. V).

Après cette deuxième division, nous avons deux sortes de spermatides atypiques : les unes contiennent deux vésicules chromatiques et les autres beaucoup plus. A partir de ce moment, l'évolution sera la même pour ces spermatides, les vésicules chromatiques vont disparaître. Il y a une seule sorte de spermatozoïdes probablement apyrènes; tous ceux que nous avons observés étaient semblables.

b) *Spermiogenèse.* — La spermatide s'allonge peu à peu. Les centrosomes se portent à un pôle de la cellule (fig. 110, 111, pl. V).

Les vésicules chromatiques se gonflent. Elles se présentent d'abord comme des sortes de boules à paroi foncée et intérieur clair, puis, elles se désagrègent et disparaissent peu à peu dans le cytoplasme. Les centrosomes, qui se sont réunis à un pôle, poussent vers l'extérieur de petits flagelles. Vers l'intérieur des racines flagellaires se forment, d'abord courtes (fig. 113, pl. V); elles traversent peu à peu tout le corps du spermatozoïde (fig. 114, pl. V). Pendant que se produisaient ces processus le spermatozoïde s'est allongé.

Les flagelles régressent, puis disparaissent. Cette disparition ne paraît pas se faire chez tous les individus exactement au même moment. On a trouvé des spermatozoïdes encore peu allongés et dans lesquels restait encore un peu de chromatine ; il n'avaient plus de flagelles, tandis que d'autres, beaucoup plus longs, en avaient encore.

Après la disparition des flagelles, les racines flagellaires s'écartent les unes des autres et, moins visibles, elles forment de très légères stries à la surface du spermatozoïde.

Le spermatozoïde adulte est allongé, effilé à ses deux extrémités (fig. 115, pl. V). L'antérieure est constituée par un petit capuchon qui n'est pas toujours conservé après fixation acétique. Il est probablement apyrène.

Pendant que ces transformations se produisaient les chondriocontes se sont fragmentés en granules. Ceux-ci, dans le spermatozoïde adulte, sont disposés comme un revêtement à la surface du corps.

Ce revêtement du corps du spermatozoïde atypique par les mitochondries est identique à celui que Benda et Meves (**1903**) ont décrit dans le spermatozoïde oligopyrène de la Paludine sous le nom de mitochondries du manteau. L'extrémité antérieure est formée par un capuchon dont nous n'avons pas pu suivre la genèse. Mais à cause de ses réactions et de son homologie avec celui que nous avons observé chez

Murex trunculus (**1929**) nous le considérons comme un acrosome. Vers le milieu du corps du spermatozoïde on voit le résidu de l'appareil de Golgi composé par de la substance chromophile arquée entourant le chromophobe (fig. 116, pl. V).

Colorations vitales

a) *Vert Janus.* — Nous avons coloré par le vert Janus B uniquement les mitochondries. Dans les spermatocytes on trouve un amas de granules verts à un pôle de la cellule; au milieu de ceux-ci on distingue souvent un corps plus réfringent, mais qui n'est pas coloré, c'est l'appareil de Golgi.

On colore dans les spermatides les sphères mitochondriales et le segment intermédiaire des spermatozoïdes.

b) *Rouge neutre.* — Le rouge neutre colore dans les spermatocytes des amas de granules rouges.

C'est le vacuome que nous ne pouvons homologuer avec l'appareil de Golgi qui, dans ces spermatocytes, est formé par deux dictyosomes arqués.

Dans les spermatides après la formation de l'acrosome et dans les spermatozoïdes on colore en rouge, sur le côté du noyau, puis dans la larme de cytoplasme résiduel, le résidu de Golgi. En relation avec l'appareil de Golgi, puis au point de contact de l'acrosome et de la tête on distingue un disque coloré en rouge, c'est l'acrosome de Lenhossek.

Interprétation et discussion des faits

Dans son étude sur la double spermatogenèse de *Bythinia tentaculata* Ankel (**1924**) décrit trois sortes de spermatozoïdes semblables. Les uns de taille moyenne, — ses eupyrènes — se formeraient après les mitoses réductionnelles normales. Les autres respectivement plus petits et plus gros que les précédents — ses oligopyrènes et ses hyperpyrènes — se formeraient après les mitoses inégales et anormales.

Nous avons trouvé chez *Bythinia* un spermatozoïde atypique vrai, probablement apyrène. Nous avons étudié son développement. Il se forme comme le spermatozoïde oligopyrène de la Paludine, après deux divisions anormales.

L'erreur de Ankel provient de ce qu'ayant des mitoses anormales et des spermatozoïdes inégaux, il a expliqué la différence de tailles des spermatozoïdes à l'aide de ces mitoses sans observer qu'il y avait des figures de divisions normales de grandeurs diverses.

En effet, nous avons aussi vu des spermatozoïdes de tailles différentes. Il n'y en a pas de trois grandeurs ; on observe tous les intermédiaires entre les spermatozoïdes les plus gros, vus par Ankel et les plus petits. Nous avons pu établir que ces spermatozoïdes dérivent de spermatogonies de tailles différentes. Ils se forment, à partir de celles-ci après les deux divisions réductionnelles normales. Nous retrouvons chez *Bythinia*, mais sur une grande échelle, le phénomène de la polymégalie décrit, par exemple, par Bowen (**1922**) chez les Hémiptères et que nous avions déjà vu chez *Patella caerulea*.

2. — Spermatogenèse de Cerithium vulgatum

Cerithium vulgatum est avec *Paludina vivipara* un des prosobranches les plus étudiés.

Stephan (**1903**) le premier décrivit la baguette qui traverse la tête du spermatozoïde typique de part en part ; il voit un grain accolé à l'idiozome et comprend sa participation à la formation de l'acrosome. Il dit avoir observé deux divisions de maturation dans la lignée atypique d'où sortent les spermatozoïdes apyrènes. Schitz (**1920**) reprend cette étude. Dans la lignée atypique, il ne trouve pas de divisions de maturation ; il parle de tentatives de division.

Kuschakewitsch (**1921**) étudie longuement les spermatogenèses typiques et atypiques de *Cerithium vulgatum*.

Nous avons poussé nos investigations plus loin que n'avait pu le faire cet auteur grâce à nos tecnhiques. Les frottis fixés et colorés par la méthode de Grassé et par la fuchsine pricriquée d'Altmann, nous ont donné des images très nettes permettant d'analyser les composants cytpolasmiques mieux que ne l'avait fait Kuschakewitsch.

Nous passerons rapidement sur l'étude de la chromatine qui a été faite en détail par Kuschakewitsch et dont les observations sont en accord avec les nôtres. Il ne signale la présence d'un corpuscule chromatoïde qu'à la métaphase des deux divisions de maturation de la lignée typique ; nous le trouvons constamment dans tous les éléments mâles.

Nous étudierons plus en détail le comportement des composants du cytoplasme.

Topographie du Testicule

La topographie du testicule de *Cerithium vulgatum* est analogue à celle de *Bythinia tentaculata*.

Les cellules nourricières mesurent environ 9 μ (fig. 117, pl. V). Kuschakewitsch figure la mitose de ces cellules; dans nos préparations, nous ne l'avons pas observée.

Les mitochondries de la cellule nourricière, en granules ou en courts bâtonnets (fig. 118, pl. V), sont réunies à un pôle de la cellule où se trouve aussi l'appareil de Golgi. constitué par trois dictyosomes arqués.

Lignée typique

1. *Spermatogonies.* — Autour des cellules nourricières, on trouve les spermatogonies typiques et atypiques. Nous avons pu discerner dès le stade spermatogonie les cellules souches des deux lignées. Kuschakewitsch ne distingue que les spermatogonies typiques. Ce sont de petites cellules arrondies de 6 μ environ. La chromatine dans les éléments jeunes est en petites masses. Il y a un, rarement deux nucléoles. Le protoplasme contient dans un espace clair trois centrosomes (fig. 119, pl. V). Ces trois centrioles issus du corpuscule central de la gonie primitive se trouvent sur l'emplacement de l'idiozome (fig. 120, pl. V).

Deux d'entre eux sortent de l'idiozome, avant la division spermatogoniale et constituent le groupe postérieur, ainsi nommé à cause de sa destinée ultérieure. A ce stade, l'idiozome se compose de trois dictyosomes à substance chromophile en croissant, d'une sphérule centrale (= acrosome de Lenhossek, **1897**), colorable par le rouge neutre (fig. XIII *a*) et par la fuchsine picriquée d'Altmann après fixation osmique et d'un centriole (dit antérieur), contenu dans l'acrosome.

Lors de la dernière mitose spermatogoniale, les centrosomes postérieurs se portent aux pôles du fuseau; les dictyosomes, le centrosome antérieur se divisent en deux parties égales, ainsi que l'acrosome de Lenhossek, semble-t-il. La scission du centriole intra-idiozomique peut dans quelques cas, précéder celles des dictyosomes. Les grains mitochondriaux de la spermatogonie sont répartis (fig. 120, pl. V) entre les deux cellules-filles.

A la fin de l'anaphase, les trois dictyosomes de chaque cellule-fille se soudent et forment un anneau ouvert, à substance chromophobe interne (fig. 121, pl. V).

2. *Spermatocytes.* — Le jeune spermatocyte I a sa chromatine en réseau assez régulier et possède un nucléole. Sur le côté du noyau on distingue les deux centrosomes postérieurs (fig. 122, pl. V). Les grains mitochondriaux se réunissent dans un hémisphère. Près d'eux est l'appareil de

Golgi formé par un anneau ouvert, à substance chromophobe interne (fig. 123, pl. V). Cet anneau ne tarde pas à se diviser en deux. A ce stade, les centrosomes postérieurs qui étaient dans le cytoplasme pénètrent à nouveau dans l'idiozome. Ils y demeurent pendant toute la période d'accroissement (fig. 124, pl. V). Le spermatocyte I pendant son accroissement montre un noyau dont la trame chromatique devient plus claire et plus régulière, ce qui nous permet d'y observer un, ou plus rarement, deux corpuscules que nous n'avions pu discerner jusque-là à cause de la compacité du noyau. Ce sont des corps arrondis, noir-verdâtre, après fixation au Bouin et coloration par la méthode de Prenant. Ce sont des corpuscules chromatoïdes ou corps pyrénoïdes (Champy, **1913**). Ils se distinguent des vrais nucléoles par leur coloration.

Ces corps pyrénoïdes n'ont pas été vus par Kuschakewitsch dans la spermatocyte I pendant son accroissement. Il ne les observe qu'à la métaphase de la première mitose de maturation, il les appelle « corpuscules chromatoïdes » (**1921**), puis les interprète comme des hétérochromosomes (**1924**).

Le spermatocyte I, lorsqu'il a achevé son accroissement, atteint une taille d'environ 12 μ.

Les blocs de chromatine du noyau se mettent bout à bout et forment un cordon d'abord long et étroit, fortement contourné (fig. 129, pl. V) qui devient plus épais et moins long. Ce spirème se fragmente en trente-deux tronçons qui se couplent et donnent, au stade du bouquet, des anses doubles. Celles-ci se contractent ensuite, la membrane nucléaire disparaît et la figure de division s'organise.

Pendant ces processus, on peut distinguer, inchangés, dans le suc nucléaire, les corps pyrénoïdes.

Les centrosomes postérieurs qui étaient restés pendant toute la période d'accroissement à l'intérieur de l'idiozome, en sortent au moment de la première mitose pour se placer aux deux pôles du fuseau, tandis que les deux dictyosomes se divisent encore une fois; le spermatocyte en possède donc quatre (fig. 125, pl. V). Leur division peut ne pas être synchrone; on a souvent des stades à 3 dictyosomes, un étant plus gros que les deux autres (fig. 126, 127, pl. V).

Les granules mitochondriaux se mettent bout à bout et donnent des bâtonnets, surtout nombreux dans le voisinage des dictyosomes, mais il y en a de dispersés dans tout le cytoplasme (fig. 125, 126, pl. V).

En métaphase (fig. 130, pl. V), on compte à l'équateur du fuseau,

seize chromosomes diploïdes. Sur le bord de celui-ci, en rapport avec les fibres, on distingue deux corpuscules, ce sont les corps pyrénoïdes. Dans le plasma, on observe le centrosome antérieur qui vient de se diviser (fig. 130 pl. V).

Les bâtonnets mitochondriaux se soudent les uns aux autres pour donner de longs filaments flexueux (fig. 131, pl. V), qui seront répartis entre les deux cellules-filles. A l'anaphase, deux dictyosomes passent dans chaque spermatocyte II en emportant un centrosome antérieur contenu dans l'acrosome de Lenhossek, que l'on a pu observer dans le spermatocyte I (fig. 128, pl. V).

Les filaments mitochondriaux se résolvent de nouveau en granules au cours de l'anaphase (fig. 132, pl. VI). Le spermatocyte II revenu à l'état de repos a sa chromatine en blocs assez irréguliers. On distingue dans le suc nucléaire un ou deux corps pyrénoïdes. Le cytoplasme contient dans un espace clair deux centrosomes (fig. 133, pl. VI).

Les mitochondries sont en granules plus gros que ceux du spermatocyte I. Elles sont généralement réunies à un pôle. Les deux dictyosomes du spermatocyte II très jeune se soudent formant un anneau à peine ouvert, à substance chromophobe interne, qui contient le centriole antérieur et l'acrosome de Lenhossek (fig. 134, 136, pl. VI).

Les granules mitochondriaux se mettent bout à bout pour donner les cordons que nous observerons au moment de la mitose (fig. 135, pl. VI).

La deuxième mitose de maturation est équationnelle. Sur le fuseau, on observe seize chromosomes, en rapport avec les fibres de celui-ci; on trouve un ou deux corps pyrénoïdes. Dans le plasma se trouve le centrosome antérieur, d'abord indivis (fig. 137, pl. VI), puis scindé (fig. 138, pl. VI). L'idiozome se divise en deux comme le centriole qu'il contient, chaque spermatide reçoit un dictyosome en croissant avec dans l'acrosome de Lenhossek un centrosome (fig. 139, pl. VI).

Les filaments mitochondriaux sont répartis entre les deux cellules-filles, ils s'émiettent à nouveau en granules dès la fin de l'anaphase (fig. 139, pl. VI).

3. *Spermiogenèse.* — La spermiogenèse est analogue à celle de *Bythinia tentaculata*, mais ce qui la distingue, c'est d'abord la présence dans le suc nucléaire d'un ou deux corps pyrénoïdes (fig. 140, pl. VI) qui disparaîtront lorsque la tête de la spermatide aura pris un aspect complètement pycnotique; puis, l'évolution de l'acrosome de Lenhossek contenant le

centrosome antérieur, que nous avons pu suivre ici mieux que dans aucune autre espèce de Prosobranches.

Les granules mitochondriaux se soudent et forment huit ou dix sphères éparses dans le cytoplasme (fig. 143, pl. VI). Les sphères mitochondriales primitives s'unissent probablement deux à deux pour donner quatre ou cinq sphères plus grosses (fig. 144, pl. VI).

L'idiozome est constitué par un dictyosome en croissant, contenant l'acrosome de Lenhossek et le centriole antérieur.

Le noyau d'aspect presque entièrement pycnotique se contracte; il est bien moins voluminueux que dans les spermatides plus jeunes. Il se présente d'abord comme un disque foncé percé par le canal du filament chromatique et surmonté par un dôme de suc nucléaire (fig. 151, pl. VI). Le suc nucléaire finit par disparaître complètement (fig. 152, pl. VI).

La substance chromophobe du dictyosome pousse un prolongement (fig. 147, pl. VI), à l'extrémité duquel on trouve l'acrosome de Lenhossek contenant le centrosome antérieur, il croît au fur et à mesure que la spermatide évolue (fig. 148, 149, 150, pl. VI). Le centriole engendre un filament qui traverse le prolongement dans toute sa longueur (fig. 148, 149, 150, pl. VI).

Les sphères mitochondriales se soudent et donnent deux masses situées de part et d'autre de la centrodesmose qui unit les deux centrosomes postérieurs (fig. 149, 150, pl. VI), puis le manchon mitochondrial se forme.

L'idiozome vient se placer verticalement au-dessus de l'extrémité antérieure de la tête spermatique (fig. 153, pl. VI).

La substance chromophile et une partie de la chromophobe se détachent de la portion saillante (fig. 154, pl. VI) et seront rejetées avec le protoplasme résiduel (fig. 155, pl. VI).

Le perforatorium du spermatozoïde est précisément le prolongement engendré par l'idiozome.

La spermatide continue son évolution, le filament chromatique termine sa poussée, il traverse de part en part le noyau, son extrémité antérieure vient buter contre le centrosome antérieur. Le segment intermédiaire s'allonge, le protoplasme résiduel s'écoule le long de la queue.

Le spermatozoïde (fig. 157, 158, 159, pl. VI) est remarquable par la présence de ses deux groupes centriolaires et de leurs dérivés Il est comparable au spermatozoïde des Batraciens et de l'Alyte en particulier. Mais tandis que dans le cas de l'Alyte, Grassé (1929) a décrit cinq dérivés

centriolaires (un filament intra-acrosomien, deux flagelles intranucléaires et deux flagelles caudaux) nous avons observé chez le Cérithe trois dérivés centriolaires (un filament intra-acrosomien, un filament chromatique, un flagelle caudal) fournis par les trois centrioles.

Lignée atypique

1. *Spermatogonies.* — Les spermatogonies atypiques sont de plus petite taille que les typiques : elles ont environ 5 μ. Le contour de leur noyau est ovale et plus ou moins irrégulier, leur chromatine est en petits blocs inégaux parmi lesquels il y a un gros nucléole. Le cytpolasme contient dans une zone claire deux centrosomes (fig. 160, pl. VI).

Les mitochondries sont granuleuses et groupées dans un hémisphère (fig. 161, pl. VI). L'idiozome est formé par deux dictyosomes à substance chromophile arquée.

2. *Spermatocytes.* — Le spermatocyte I jeune ressemble beaucoup à la spermatogonie. Son noyau est ovale avec de petites masses irrégulières de chromatine, mais il est dépourvu de nucléole. Dans le cytoplasme on trouve toujours deux centrosomes.

Ce spermatocyte I, à la fin de l'accroissement, atteint environ 10 μ.

Le noyau devient sphérique; les masses de chromatine se régularisent et se présentent sous forme de grains (fig. 162, pl. VI).

Les mitochondries granuleuses sont éparses dans le cytoplasme. L'idiozome est formé par un dictyosome unique ayant la forme d'un anneau ouvert à substance chromophobe interne (fig. 163, pl. VI).

Les deux centrosomes se divisent; on a, près du noyau, un amas de quatre à cinq centrosomes. La membrane nucléaire disparaît libérant ainsi les masses de chromatine (fig. 164, pl. VI).

Kuschakewitsch (**1921**) figure dans son mémoire (fig. 113 à 125), un certain nombre de stades qui préluderaient à la première division atypique. Pour nous, ces figures se rattachent à la première division de maturation de la lignée typique. Dans la lignée atypique les phénomènes sont plus simples; les vésicules chromatiques qui seront éparses sur le fuseau de division sont déjà formées avant la disparition de la membrane nucléaire. Le fuseau de la première division s'organise. Il est, d'une manière générale, très net. Aux deux pôles ou sur le bord du fuseau, nous avons un amas de trois, quatre ou même cinq centrosomes (fig. 165, pl. VI). Les masses chromatiques sont éparses à l'équateur du fuseau.

A la fin de la métaphase, les vésicules chromatiques se répartissent

aux deux pôles, en nombre variable. Avant la fin de la métaphase, les centrosomes quittent les sommets du fuseau et vont dans le cytoplasme. Les fibres fusoriales s'estompent et ne relient plus que les vésicules chromatiques (fig. 166, pl. VI). Les mitochondries granuleuses se mettent en file, au moment où la membrane nucléaire disparaît, et forment des bâtonnets qui se soudent pour donner de longs cordons flexueux qui se répartissent entre les deux cellules-filles (fig. 167, pl. VI).

La division de l'idiozome se fait très tôt : au moment où la membrane nucléaire disparaît et où les grains mitochondriaux se mettent en files. Le gros dictyosome s'étire et donne deux dictyosomes-fils (fig. 168, pl. VI) qui iront dans chacune des cellules-filles.

Le spermatocyte II ne revient pas à l'état de repos. Dans le cytoplasme granuleux on voit les vésicules chromatiques éparses et une plage archoplasmique contenant quatre ou cinq centrosomes (fig. 169, pl. VI).

Les mitochondries sont en courts rubans, quelques-uns se résolvent en granules transitoires qui se mettront de nouveau bout à bout au moment de la deuxième division pour reformer les filaments.

L'idiozome est constitué par un unique dictyosome, la substance chromophile entoure le chromophobe (fig. 170, pl. VI).

La deuxième division de maturation se produit. Les centrosomes se divisent et vont par groupe de trois ou quatre vers les deux pôles de la cellule. Ils peuvent se mettre aux deux extrémités du fuseau, mais ce n'est pas constant; on les trouve souvent sur le bord.

Des fibres fusoriales apparaissent (fig. 171, pl. VI) sur lesquelles les vésicules chromatiques se disposent.

Les rubans mitochondriaux sont répartis entre les deux cellules-filles. Le dictyosome se divise par étirement et chacune de ses parties va dans une spermatide (fig. 172, pl. VI).

3. *Spermiogenèse.* — Le noyau de la spermatide, comme celui du spermatocyte I, ne se reconstitue pas après la deuxième division de maturation. La spermatide jeune présente dans son protoplasme granuleux des vésicules chromatiques qui sont plus ou moins nombreuses selon les cellules considérées. Pendant un certain temps les fibres fusoriales restent visibles (fig. 173, pl. VI). Les centrosomes en groupe de quatre à cinq se portent à la périphérie de la cellule. Les rubans mitochondriaux se fragmentent en granules qui sont plus gros que ceux que nous avions observés dans le spermatocyte I; et se dispersent dans le corps de la spermatide. L'idiozome apparaît toujours comme un gros dictyosome,

la substance chromophile en fer à cheval entourant la chromophobe (fig. 174, pl. VI).

Les centrosomes glissent le long de la paroi cellulaire et se réunissent au pôle postérieur. Ils donnent naissance très tôt à de longs flagelles qui persisteront dans le spermatozoïde. Vers l'intérieur les racines flagellaires se développent, mais beaucoup plus lentement que les flagelles (fig. 170, pl. VI).

La chromatine dégénère; les vésicules chromatiques se gonflent, deviennent de plus en plus claires et finissent par disparaître dans le cytoplasme sauf une très petite qui vient se placer au sommet du faisceau des racines flagellaires.

Le dictyosome se place au-dessus de la petite masse de chromatine qui surmonte le faisceau des racines flagellaires (fig. 177, pl. VI) et secrète au-dessus de celle-ci un capuchon colorable par les diverses méthodes qui nous ont servi à mettre les acrosomes en évidence.

Par son mode de formation et sa destinée ultérieure, ce capuchon est un véritable acrosome. Peu après se formation, l'écorce idiozomique se détache et prend la forme d'un disque dont la périphérie est plus colorable que le centre (fig. 178, pl. VI).

Les vésicules de chromatine qui se trouvent dans le plasma dégénèrent pendant que la spermatide s'allonge (fig. 179, pl. VI). Le faisceau de racines flagellaires s'enfonce de plus en plus dans le cytoplasme en étant coiffé par la petite masse de chromatine et l'acrosome qui vient former l'extrémité antérieure du spermatozoïde.

Le spermatozoïde adulte mesure environ 14 μ de long; il est effilé à son extrémité antérieure. Du pôle postérieur part un faisceau de flagelles qui mesurent environ 30 μ (fig. 180, pl. VI).

Après fixation acétique, on ne discerne plus de chromatine dans le spermatozoïde. Stephan (**1903**), Schitz (**1920**) l'ont décrit comme apyrène. Mais la réaction de Feulgen démontre que la vésicule de chromatine, qui se trouvait dans la spermatide au-dessus du faisceau des racines flagellaires, persiste dans le spermatozoïde adulte entre l'acrosome et l'extrémité antérieure des racines flagellaires, qui chez *Cerithium vulgatum* ne se dissocient pas et restent sous forme de faisceau (fig. 181, pl. VI).

Le spermatozoïde atypique de *Cerithium vulgatum* est oligopyrène.

Les mitochondries sous forme de granules gros et nombreux forment

une sorte de revêtement « de manteau » à la surface du corps du spermatozoïde (fig. 181, 183, pl. VI).

Observations sur le vivant. Colorations vitales

1. *Observations sur le vivant.* — Nous avons examiné dans l'eau de mer les éléments spermatiques typiques et atypiques de *Cerithium vulgatum.*

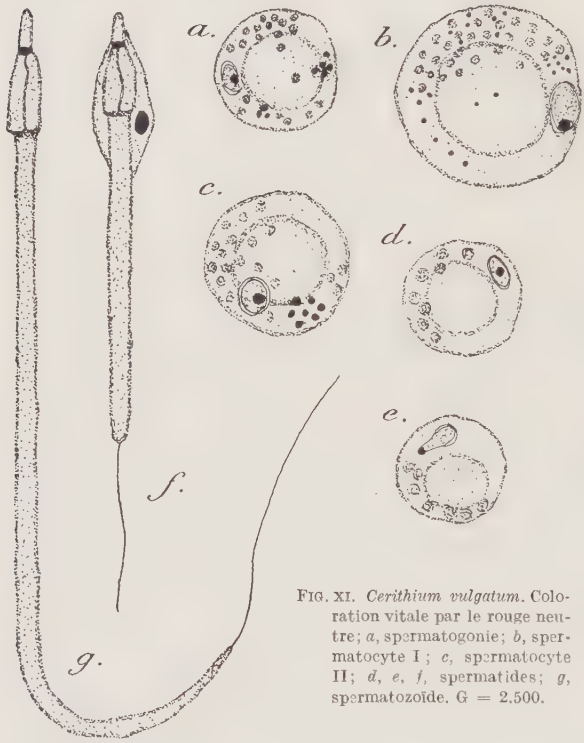


Fig. XI. *Cerithium vulgatum.* Coloration vitale par le rouge neutre; *a*, spermatogonie; *b*, spermatocyte I; *c*, spermatocyte II; *d*, *e*, *f*, spermatides; *g*, spermatozoïde. G = 2.500.

Dans les spermatocytes I et II, on distingue des granulations que nous colorerons soit par le rouge neutre, soit par le vert Janus : ce sont des mitochondries et des vacuoles. On observe aussi un corps moins réfringent que le cytoplasme qui entoure, l'appareil de Golgi.

On aperçoit dans les spermatides les sphères mitochondriales et l'idiozome avec son prolongement. On peut enfin discerner les diverses parties du spermatozoïde.

On voit, sans aucune coloration, dans le spermatozoïde atypique le manteau mitochondrial, le faisceau des racines flagellaires, le résidu de Golgi vers la partie postérieure et enfin les longs flagelles.

2. *Rouge neutre.* — Le spermatocyte I du Cérithe a été coloré pour la première fois au rouge neutre par Monné (**1928**).

Dans la spermatogonie et dans le spermatocyte I, nous avons coloré, un amas de granules dans le spermatocyte, deux dans la spermatogonie, ce sont les vacuoles. Près de ces amas, nous distinguons très bien l'appareil de Golgi non coloré. Dans certains cas, on voit même les dictyosomes et les deux substances chromophobe et chromophile qui n'ont pas la même

réfringence (fig. XI *a*). A l'intérieur, ou sur le bord de l'appareil de Golgi on colore une sphérule, c'est l'acrosome de Lenhossek (fig. XI, *b*).

Dans le spermatocyte II on teint un amas de vacuoles qui sont plus petites que celles du spermatocyte I et l'acrosome de Lenhossek (fig. XI *e*).

Dans la spermatide jeune, on ne colore plus que l'acrosome de Lenhossek (fig. XI *d*) qui dans les spermatides plus âgées se trouve à l'extrémité du prolongement de l'idiozome (fig. XI *e*).

Après la formation du perforatorium, le résidu de Golgi se colore par le rouge neutre et le bleu de méthylène (fig. XI-*f*). Dans le spermatozoïde mûr, on ne colore plus que l'acrosome de Lenhossek (fig. XI *g*).

Dans la lignée atypique, on colore au rouge neutre des granules le plus souvent réunis. Ce sont des vacuoles. Nous ne pouvons les assimiler à l'appareil de Golgi formé dans cette lignée par un gros dictyosome.

3. *Vert Janus.* — Par le vert Janus B, nous avons coloré constamment et uniquement les mitochondries dans les lignées typiques et atypiques;

Dans la lignée typique, les granules et les cordons mitochondriaux des spermatogonies et des spermatocytes, les sphères des spermatides et le segment intermédiaire des spermatozoïdes. Dans la lignée atypique les grains mitochondriaux et les filaments des spermatocytes, les mitochondries de revêtement des spermatozoïdes apyrènes.

CHAPITRE IV

Pectinibranches à spermatozoïdes atypiques se formant après une division

Conus mediterraneus

Les spermatozoïdes eupyrènes de *Conus mediterraneus* ont été décrits pour la première fois par Retzius (**1906**) et les apyrènes par Schiemenz (**1895**). Kuschakewitsch (**1910-1913**) étudie les deux spermatogenèses typique et atypique du Cône. Le spermatozoïde atypique se forme après une division de maturation, il est apyrène.

Le testicule de *Conus mediterraneus* ressemble beaucoup à celui de *Theodoxia fluviatilis*. Les cellules nourricières qui mesurent environ 9 μ 5 sont plongées dans un syncytium qui contient les noyaux des spermatogonies typiques et atypiques. Les typiques mesurent environ

5 μ, les atypiques sont un peu plus gros 6 μ. Les premiers ont des contours arrondis, les seconds sont irréguliers (fig. 184, pl. VII).

Lignée typique

a) *Spermatocytes.* — Le spermatocyte I jeune possède une membrane cellulaire, par là il se distingue à première vue des spermatogonies. La chromatine se présente sous forme d'un réseau assez régulier, dans le protoplasme on trouve deux centrosomes.

Ce spermatocyte après son accroissement atteint une taille d'environ 8 μ (fig. 185, pl. VII). Les mitochondries sont granuleuses et, près de l'amas qu'elles constituent, on voit l'appareil de Golgi formé de deux dictyosomes en croissant (fig. 186 pl. VII).

Le réseau de chromatine donne naissance à un spirème dont le ruban, d'abord étroit, est fortement enroulé. L'épaisseur de celui-ci augmente en même temps que les spires se relâchent (fig. 187, pl. VII).

Ce spirème se fragmente en tronçons qui se couplent deux à deux. A ce stade ces filaments chromatiques présentent un aspect épineux bien mis en évidence par Kuschakewitsch (**1913**). Les anses doubles s'orientent vers un point de la membrane nucléaire en dessous duquel se sont portés les deux centrosomes (fig. 188, pl. VII.)

Elles se contractent et se libèrent dans le suc nucléaire. La membrane du noyau disparaît, le fuseau se constitue (fig. 189, pl. VII).

Nous avons trouvé comme Kuschakewitsch (**1913-1914**) quatorze comme nombre haploïde des chromosomes de *Conus mediterraneus*. Nous avons aussi observé un hétérochromosome en forme d'anneau (fig. 189, 190, pl. VII).

Au moment de la première mitose de maturation les grains mitochondriaux se mettent bout à bout et donnent des filaments qui seront répartis entre les deux cellules-filles (fig. 191, pl. VII). La division des dictyosomes se fait habituellement très tôt, au moment où les grains mitochondriaux se mettent en file. Les dictyosomes peuvent se séparer avant leur division, celle-ci ayant lieu lorsqu'ils sont à une petite distance l'un de l'autre. Elle peut ne pas être synchrone dans les deux éléments, un dictyosome étant divisé alors que l'autre ne l'est pas encore (fig. 192, pl. VII).

Le spermatocyte II a environ 6 μ. Revenu à l'état de repos, il a sa chromatine en réseau assez régulier. Dans le cytoplasme, on distingue deux centrosomes (fig. 193, pl. VII).

Les cordons mitochondriaux se résolvent à nouveau en granules.

L'appareil de Golgi est constitué par deux dictyosomes arqués (fig. 194, pl. VII.)

La division du spermatocyte II est normale. L'hétérochromosome en anneau ne s'étant pas clivé à la première division, les spermatocytes II possèdent les uns quatorze, les autres quinze chromosomes. Pendant la deuxième mitose l'hétérochromosome se clive comme les autosomes (fig. 195, pl. IV), dont on le distingue alors difficilement.

Les mitochondries granuleuses forment de courts filaments qui seront répartis entre les cellules-filles. Les deux dictyosomes se divisent, chacune des parties va dans une spermatide (fig. 196, pl. VII).

b) *Spermiogenèse.* — La spermiogenèse rappelle tout à fait celle que nous avons observée dans les espèces précédemment étudiées.

L'idiozome est constitué par la substance chromophile presque annulaire entourant la chromophobe. Au niveau de l'interruption de l'anneau chromophile se trouve le centrosome antérieur (fig. 198, pl. VII) visible aussi après fixation acétique (fig. 202, pl. VII). Il se trouve à l'intérieur de l'acrosome de Lenhossek mis en évidence par la coloration vitale au rouge neutre et par la fuchsine acide après fixation osmique (fig. 210, pl. VII). Dans le suc nucléaire, on distingue un ou deux corps pyrénoïdes.

Les grains mitochondriaux de la spermatide jeune se soudent et donnent six petites sphères qui, d'abord éparses (fig. 203, pl. VII) se réunissent au pôle postérieur et forment une couronne (fig. 204, pl. VII). Elles se soudent ensuite pour donner le manchon mitochondrial (fig. 205, pl. VII), qui s'allongera en même temps que la tête spermatique.

Le centrosome antérieur a l'air d'exercer ici, comme chez le Cérithe, une traction sur la substance chromophobe de l'appareil de Golgi qui forme un petit prolongement (fig. 203, pl. VII) plus court que celui de *Cerithium vulgatum.* On distingue aussi le filament intra-acrosomien dérivé du centrosome antérieur.

L'idiozome monte vers le pôle antérieur de la spermatide (fig. 204, pl. VII) et se met en contact avec le sommet de la tête par l'acrosome de Lenhossek qui contient le centrosome antérieur (fig. 205, pl. VII).

L'acrosome se forme aux dépens de celui-ci et du prolongement de l'idiozome.

La partie non employée se détache (fig. 206, pl. VII) et sera rejetée avec le cytoplasme résiduel (fig. 207, pl. VII).

Le spermatozoïde mûr (fig. 208, 209, pl. VII) a une tête allongée, traversée par le filament chromatique sinueux et coiffée par l'acrosome. Le segment intermédiaire a environ la moitié de la longueur de la tête et se termine par le flagelle caudal.

Sur les frottis fixés par les vapeurs osmiques et colorés par la fuchsine picriquée, on met en évidence dans les spermatides jeunes les tégosomes sous forme de petites écailles au nombre de quatre ou de six appliquées contre le noyau (fig. 210, pl. VII). Ces écailles persistent pendant la spermiogenèse (fig. 211, pl. VII).

Le spermatozoïde mûr présente de part et d'autre de la tête des épaississements disposés en spirale, formés par les écailles qui se sont fragmentées (fig. 212, pl. VII).

Lignée atypique

On peut distinguer la lignée typique de l'atypique dès le stade spermatogonial. Nous avons décrit plus haut les noyaux des spermatogonies atypiques. Ceux-ci peuvent se trouver mélangés aux noyaux des spermatogonies typiques, mais dans certains cas rares on observe, autour d'une ou deux cellules nourricières, uniquement des noyaux de spermatogonies atypiques. On aura, dans l'ampoule testiculaire une zone ne comprenant que des éléments atypiques, le reste étant occupé par des éléments typiques.

a) Spermatocytes. — A la fin de la dernière division spermatogoniale, le protoplasme qui entoure les noyaux s'individualise et on peut observer les deux spermatocytes I non encore séparés (fig. 213, pl. VII).

Le spermatocyte I jeune a une taille d'environ 8 μ (fig. 214, pl. VII). Dans le cytoplasme, on distingue deux centrosomes. Le spermatocyte I subit un léger accroissement. Lorsque celui-ci est achevé les deux centrosomes se divisent et on a dans une plage archoplasmique en forme de croissant quatre centrosomes (fig. 215, pl. VII). La chromatine se fragmente en petits blocs plus ou moins sphériques (fig. 216, pl. VII). Dans certains cas, la fragmentation de la chromatine précède celle des centrosomes.

Dans le spermatocyte I jeune, les mitochondries sont granuleuses. Elles se mettent ensuite bout à bout et forment des filaments qui se recourbent en forme d'anses, réunies à un pôle de la cellule (fig. 217, pl. VII). Ces formations sont très caractéristiques de la lignée atypique L'appareil de Golgi est formé par trois dictyosomes en croissant (fig. 217, pl. VII.)

La membrane nucléaire disparaît, les blocs de chromatine deviennent libres dans le cytoplasme. On distingue toujours, dans une zone claire, les centrosomes. Ils sont plus nombreux qu'au stade précédent, il y en a six ou huit (fig. 218, pl. VII).

Des fibres fusoriales apparaissent dans le plasma. Les centrosomes se divisent en deux groupes qui se portent vers les pôles du fuseau. On peut trouver trois ou quatre centrosomes à chacune des extrémités du fuseau mais cela n'est pas constant, les amas de centrioles peuvent se trouver quelque part sur le bord du fuseau (fig. 220, pl. VII).

Avant l'apparition des fibres fusoriales, les blocs de chromatine ont commencé à se gonfler, cette transformation se continue pendant que le fuseau s'organise (fig. 219, pl. VII). Ces sphères chromatiques se portent vers l'équateur du fuseau et se répartissent entre les deux cellules-filles. Cette répartition est inégale, trois ou quatre sphères vont à un pôle, tandis que le reste des vésicules va à l'autre (fig. 221, pl. VII). Les deux cellules-filles se séparent et vont donner directement, sans subir une deuxième division, les spermatozoïdes apyrènes.

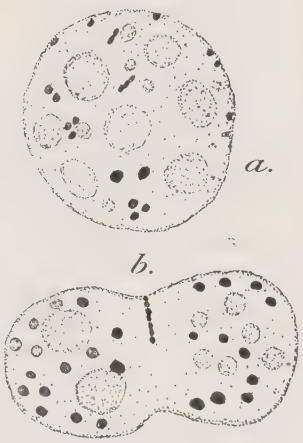


FIG. XII. *Conus mediterraneus*. Cellules de la glande interstitielle. Bo. Dub. Pr. G = 2.500.

KUSCHAKEWITSCH (**1913**) a trouvé comme nous une seule mitose de maturation chez *Conus mediterraneus*. Les figures qu'il donne de cette division (fig. 85, 87, 88, 89, 90, etc.) ne sont pas superposables aux nôtres. Elles ne représentent pas la division de maturation de la lignée atypique, mais des cellules de la glande interstitielle, très importante, dans laquelle se trouvent incluses les ampoules testiculaires du Cône.

Nous avons trouvé des images identiques à celles données par KUSCHAKEWITSCH (fig. XII *a-b*); on ne peut les confondre avec les vraies mitoses atypiques dans laquelle la chromatine est en vésicules plus ou moins foncées et qui possèdent deux groupes de centrioles très caractéristiques. La chromatine des cellules de la glande interstitielle a un aspect granuleux et le protoplasme est bourré d'inclusions arrondies qui se colorent en vert par la méthode de Prenant.

KUSCHAKEWITSCH a dû cependant observer de vraies divisions aty-

piques (quoiqu'il ne les ait pas représentées) car il conclut, comme nous, à une seule mitose de maturation chez le cône.

Au moment de la division, lorsque la membrane nucléaire disparaît, les anses mitochondriales forment des chapelets de granules et des filaments contournés (fig. 222, pl. VII) qui sont caractéristiques de la lignée atypique. Les trois dictyosomes se soudent et donnent un unique dictyosome constitué par la substance chromophile presque annulaire qui entoure la chromophobe (fig. 222, pl. VII).

Les cordons mitochondriaux sont répartis entre les deux cellules-filles. L'appareil de Golgi se coupe par étirement.

b) Spermiogenèse. — On a deux sortes de spermatides, celles qui ont reçu trois ou quatre vésicules chromatiques (fig. 223, pl. VII) et celles qui possèdent le reste de la chromatine (fig. 224, pl. VII). Comme chez *Bythinia tentaculata* ces spermatides donneront naissance à des spermatozoïdes apyrènes tous semblables. Après l'unique division de maturation, les vésicules de chromatine continuent à se gonfler tout en devenant de plus en plus claires et commencent à disparaître dans le cytoplasme, tandis que la spermatide s'allonge. Les centrosomes qui étaient, après la division, réunis dans une plage archoplasmique se portent à la périphérie de la cellule (fig. 223, 224, pl. VII), puis se réunissent à un pôle (fig. 226, pl. VII); les flagelles se forment vers l'extérieur et dans le corps de la cellule on voit apparaître les racines flagellaires.

Les flagelles sont longs dans la spermatide jeune (fig. 229, pl. VII), tandis que dans les spermatides plus âgées ils régressent peu à peu, pour disparaître complètement dans les spermatozoïdes adultes. Les racines flagellaires s'allongent au contraire de plus en plus en même temps que la spermatide évolue. Contrairement à ce que nous avons trouvé jusqu'ici dans les spermatozoïdes atypiques, les racines flagellaires ne forment pas un faisceau; elles s'enfoncent en divergeant dans le cytoplasme.

Les vésicules chromatiques continuent à dégénérer, il n'en reste bientôt plus qu'une ou deux très grosses. Elles sont constituées par une vésicule claire entourée par un étroit anneau de chromatine.

Dans le cas où il y a deux vésicules, l'une disparaît complètement, l'autre perdant par dissolution sa croûte chromatique ne persiste que sous la forme d'une grosse vacuole qui se retrouvera dans le spermatozoïde adulte (fig. 230 pl. VII).

Par la réaction de Feulgen nous avons vérifié que le spermatozoïde

est complètement apyrène, la vacuole ne contient aucune trace de chromatine.

La spermatide jeune possède des mitochondries granuleuses éparses dans le cytoplasme (fig. 225, pl. VII). Elles augmentent de nombre et de volume pendant la spermiogenèse et forment un revêtement, un manteau, à la surface du corps du spermatozoïde (fig. 231, pl. VII.)

Lorsque les racines flagellaires commencent à s'enfoncer dans le

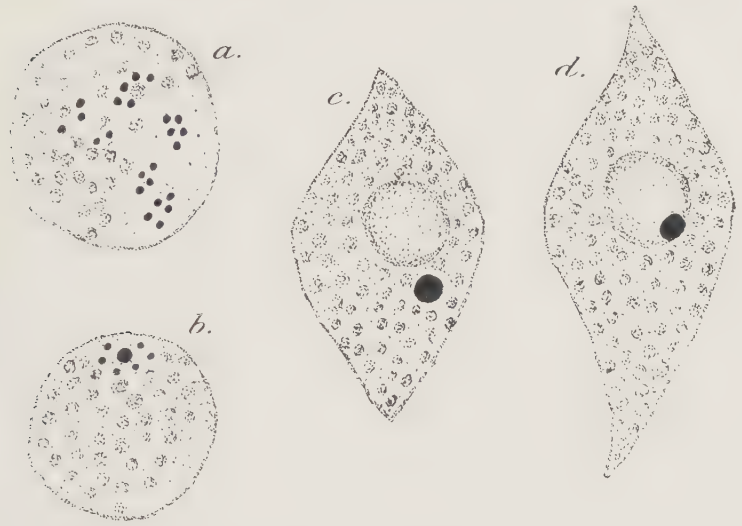


Fig. XIII. *Conus mediterraneus*. Coloration vitale par le rouge neutre. G = 2.500. *a*, spermatocyte I atypique; *b*, spermatide; *c*, *d*, spermatozoïdes.

cytoplasme, le dictyosome se place contre une d'elles, située vers le milieu de la cellule et sécrète autour de celle-ci une formation que nous homologuons, à cause de ses réactions et de sa destinée ultérieure, à un véritable acrosome.

Il se détache ensuite et se présente comme un disque dont la périphérie est plus chromophile que le centre. Il se porte vers le pôle postérieur de la spermatide; on le retrouve dans le spermatozoïde adulte (fig. 231, pl. VII).

L'acrosome que l'on distingue le long de la racine flagellaire privilégiée, même après fixation acétique (fig. 227, pl. VII) est porté par celle-ci jusqu'au pôle antérieur de la spermatide dont il va constituer l'extrémité (fig. 228, 231, pl. VII).

La racine flagellaire portant l'acrosome parvient seule jusqu'au pôle

antérieur, les autres se développent peu, les plus longues atteignent seulement le bord de la grosse vacuole.

Colorations vitales

a) *Rouge neutre.* — Par le rouge neutre nous avons coloré dans les spermatocytes I typiques, des amas de grains situés dans le voisinage de l'appareil de Golgi que l'on distingue très bien quoique non coloré : dans les spermatocytes II on voit les mêmes granules.

Fig. xiv. *Conus mediterreneus.* coloration vitale par le vert Janus B. G = 2.500. *a*, spermatocyte I; *b*, spermatocyte II; *c*, spermatide; *d*, spermatozoïde; *e*, spermatozoïde apyrène.

Dans les spermatides, nous ne colorons plus de vacuoles, mais nous distinguons un grain rouge en rapport avec l'appareil de Golgi, c'est l'acrosome de Lenhossek. On observe aussi les sphères mitochondriales qui ne sont pas colorées.

Après la formation du perforatorium, on colore l'acrosome de Lenhossek et le résidu de Golgi. On met en évidence dans le spermatocyte I atypique de petites vacuoles éparses dans le cytoplasme (fig. xiii *a*). Dans la spermatide, vers un pôle, on distingue une masse rouge sphérique, assez grosse, entourée de quatre ou cinq granules (fig. xiii *b*). La masse et les grains se soudent et donnent une unique sphère que l'on distingue dans le plasma de la spermatide âgée ; tandis que la grosse vacuole qui est apparue à la fin de la disparition de la chromatine se colore en rose (fig. xiii *c*). Dans le spermatozoïde adulte, le grain rouge se voit dans la vacuole rose appliqué contre sa paroi (fig. xiii *d*) et (fig. 389, pl. XII). La grande vacuole et son granule ne peuvent être comparés à un acrosome, celui du Troque par exemple, qui se colore par le rouge neutre et présente à son intérieur un granule plus foncé, car ici on ne colore ni la vacuole, ni le grain par la fuchsine acide.

b) *Vert Janus.* — Par le vert Janus B, nous avons coloré constam-

ment et uniquement les mitochondries dans les lignées typiques (fig. XIV *a*, *b*, *c*, *d*) et atypiques (fig. XIV *e*).

CHAPITRE V

Pectinibranches à spermatozoïdes atypiques se formant sans division de maturation

I. — Spermatozoïdes atypiques rares

Historique

Von Brunn (**1884**), Retzius (**1906**) figurent le spermatozoïde typique de *Cyclostoma elegans*. Von Brunn (**1884**), Stephan (**1903**) signalent la présence d'un spermatozoïde atypique chez *Nassa mutabilis*.

Schitz (**1920**) étudie très rapidement la spermatogenèse de *Nassa reticulata*. Il trouve dans cette espèce deux sortes de spermatozoïdes et insiste sur le très petit nombre d'atypiques qu'il a observés : « Sur les coupes des quelques testicules de *Nassa* que j'ai eues à ma disposition, les stades appartenant à la lignée atypique étaient excessivement rares, toute la glande étant remplie par des éléments typiques, les Mollusques ont été sacrifiés au mois de mai. »

Parmi les espèces de Prosobranches étudiées, nous avons observé des spermatozoïdes atypiques rares se formant sans division de maturation dans quatre d'entre elles, trois marines : *Pisania maculosa*, *Nassa nitida*, *Pollia Orbignyi* et une terrestre : *Cyclostoma elegans*.

Chez *Nassa nitida*, *Pollia Orbignyi*, *Cyclostoma elegans* les processus des spermatogenèses typique et atypique sont presque identiques. Nous les décrirons chez *Nassa nitida*, pour les deux autres espèces nous n'indiquerons que les particularités.

Les spermatozoïdes atypiques de *Nassa nitida* quoique très rares, sont plus nombreux que ceux de *Pisania* et de *Cyclostoma*.

On peut considérer *Nassa* comme un premier terme de passage entre les pectinibranches à spermatozoïdes atypiques rares et ceux à spermatozoïdes atypiques nombreux, représentés par *Columbella rustica*, *Murex Edwardsi*, *M. brandaris*, *M. trunculus*. Le deuxième terme de passage sera *Murex tarentinus* qui a, comme nous allons le voir, des spermatozoïdes atypiques en moins grand nombre que *Columbella rustica*, *Murex brandaris*, *trunculus*, etc.

A. — Pisania maculosa

Après l'étude que nous en avons déjà faite (**1927**), nous signalerons seulement quelques observations complémentaires.

Lignée typique. — Dans la jeune spermatide on observe, en relation avec l'idiozome, une sphérule colorable par le rouge neutre (fig. xv *a*), et la fuchsine acide après fixation osmique (fig. xv *b*). C'est l'acrosome de Lenhossek qui est, dans cette espèce, de très petite taille.

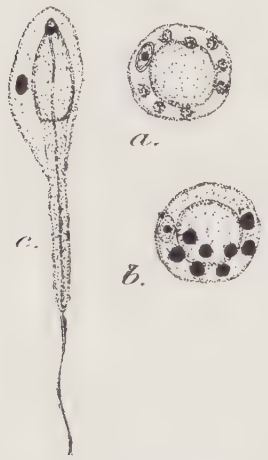


Fig. xv. *Pisania maculosa*; *a*, spermatide rouge neutre; *b*, spermatide Vap. os, Alt.; *c*, spermatide, rouge neutre. G = 2.500.

Fig. xvi. *Pisania maculosa*; *a*, Spermatide atypique Bo. Dub. Pr.;/*b*, *c*, *d*, Spermatozoïdes atypiques. *a*, Bo. Dub. Pr.; *b*, Vap. os. Alt.; *d*, Gr.G = 2.500.

L'acrosome du spermatozoïde se forme aux dépens du grain acrosomien et d'une petite partie de la substance chromophobe.

On observe, dans la jeune spermatide, des tégosomes qui se présentent sous forme d'écailles appliquées contre le noyau (fig. 232, pl. VII). Ils demeurent dans cette position pendant l'évolution de la cellule (fig. 233, pl. VII), puis ils forment dans la spermatide âgée une spire (fig. 234, pl. VII), qui peut être, dans certains cas, très nette.

On trouve à nouveau les tégosomes sous forme d'écailles dans le spermatozoïde presque mûr. Dans les spermatozoïdes adultes les tégo-

somes semblent se fusionner et forment un revêtement lipoïde à la surface de la spermie.

Lignée atypique. — Dans notre travail sur la spermatogenèse atypique de *Pisania* nous n'avions pas achevé l'étude de l'évolution du spermatozoïde apyrène. Nous avons trouvé depuis, les stades allant de la spermatide âgée, que nous avions décrite comme spermatozoïde, au vrai spermatozoïde atypique adulte.

La spermatide que nous avions figurée mesurait environ 15 μ et possédait encore de courts flagelles et des racines flagellaires en faisceau. Les flagelles régressent pour disparaître complètement, les racines flagellaires s'écartent les unes des autres et forment de légères stries à la surface du corps de la spermatide dont l'extrémité antérieure s'effile (fig. xvi *a*). La spermatide continue à s'allonger et donne le spermatozoïde adulte qui mesure environ 30 μ (fig. xvi *b*) et a l'aspect d'une massue. Les racines flagellaires dissociées forment des stries à sa surface. L'extrémité antérieure se colore par la fuchsine acide et l'hématoxyline après fixation osmique (fig. xvi *c*, *d*) ; nous l'homologuons à l'acrosome dont nous connaissons la formation chez le Cérithe. Le corps du spermatozoïde contient des mitochondries granuleuses qui forment un manteau (fig. xvi *d*); au pôle postérieur, on observe le résidu de Golgi qui a la forme d'un disque dont la périphérie est plus chromophile que le centre.

B. — Nassa nitida

Lignée typique

1. *Spermatogonies*. — La spermatogonie typique mesure environ 8 μ. Sa chromatine est en blocs de tailles inégales, plus ou moins arrondis; elle a un nucléole et dans le cytoplasme deux centrosomes.

Les mitochondries en grains sont disséminées dans le corps de la cellule. L'appareil de Golgi est formé par deux dictyosomes en fer à cheval.

2. *Spermatocytes*. — Le spermatocyte I jeune après sa phase d'accroissement atteint à peu près 12 μ. Sa chromatine présente alors un aspect réticulé.

Les blocs de chromatine, sauf une petite masse qui reste appliquée contre la membrane nucléaire, se soudent les uns aux autres et forment un cordon. Celui-ci d'abord long et grêle devient ensuite plus épais. Il se fragmente en vingt-six tronçons qui se couplent et forment des anses

qui s'orientent vers la masse de chromatine qui est demeurée appliquée contre la membrane nucléaire et en dessous de laquelle sont venus se placer les deux centrosomes. Les anses d'abord grêles deviennent plus épaisses, puis se contractent. Les chromosomes diploïdes deviennent libres dans le suc nucléaire sous forme d'anneaux ou de masses soit sphériques soit légèrement ovales.

La membrane nucléaire disparaît, les centrosomes se portent aux deux pôles du fuseau qui se constitue. En métaphase (fig. XVII *a*) on observe à l'équateur du fuseau treize chromosomes diploïdes et un hétérochromosome en forme de disque. A l'anaphase (fig. XVII *b*) treize chromosomes vont dans une des cellules-filles ; l'autre en reçoit quatorze, treize autosomes plus l'hétérochromosome qui ne s'est pas clivé.

FIG. XVII. *Nassa nitida*; *a*, *b*, *c*, Spermatocytes I; *a*, *b*, Bo. Dub. Pr. ; *c*, Gr.; *d*, Spermatocyte II, Bo. Dub. Pr. G = 2.500.

Pendant que la chromatine se prépare à la première mitose de maturation, les granules mitochondriaux qui étaient épars dans le cytoplasme se mettent bout à bout et forment des chapelets. Les grains se soudent et donnent des rubans flexueux qui seront répartis entre les deux cellules-filles (fig. XVII *c*). Les deux dictyosomes se divisent par étirement.

Le spermatocyte II mesure environ 7 μ. Les mitochondries sont en granules plus gros que ceux du spermatocyte I..

Pendant cette seconde division de maturation l'hétérochromosome se divise comme les autosomes (fig. XVII *d*).

3. *Spermiogenèse.* — La spermatide jeune mesure à peu près 5 μ. Dans une plage différenciée on distingue un troisième centrosome (dit antérieur) que nous n'avions pas observé jusqu'à présent. C'est probablement après la deuxième mitose de maturation que le centrosome reçu par la spermatide donne naissance aux deux groupes de centrioles.

Les mitochondries de la spermatide jeune sont en granules, formés

par la désagrégation des filaments qui avaient apparu durant la deuxième mitose de maturation. Les deux dictyosomes se sont soudés.

Les granules mitochondriaux s'accolent et donnent douze sphères (fig. XVIII *a*) qui s'unissent deux à deux (fig. XVIII *b*) en six plus grosses (fig. XVIII *c*) d'abord éparses dans le plasma, puis qui se portent au pôle postérieur. Elles y forment une couronne (fig. XVIII *d*), puis se soudent en deux masses, situées de part et d'autre de la centrodermose, qui constituent le manchon mitochondrial définitif.

La coloration vitale par le rouge neutre et la fuchsine acide après fixation osmique montrent dans le spermatide l'acrosome de Lenhossek qui contient le centrosome antérieur.

Le perforatorium se forme aux dépens du centrosome antérieur, de l'acrosome de Lenhossek et d'une petite partie de la substance chromophobe. La partie de l'idiozome non employée se détache et sera rejetée avec le cytoplasme résiduel. Une fois l'acrosome formé, la tête spermatique s'allonge ainsi que le manchon mitochondrial.

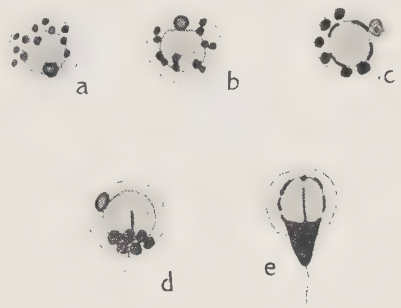


FIG. XVIII. *Nassa nitida*; *a*, *b*, *c*, *d*, *e*. Spermatides; *a*, *b*, *d*, Gr.; *c*, *e*, Vap. os. Alt. G = 2.500.

Les spermatozoïdes mesurent plus de 150 μ, le segment intermédiaire a à peu près la longueur de la tête. Ils se présentent en faisceaux, leurs têtes s'implantent par leurs acrosomes dans une cellule nourricière.

Dans la spermatide jeune, on observe des tégosomes sous forme d'écailles appliquées contre le noyau (fig. XVIII *e*); ils s'allongent en même temps que la tête spermatique. Ils se fragmentent ensuite et se présentent dans le spermatozoïde comme de petits renflements situés face à face, de part et d'autre de la tête spermatique.

LIGNÉE ATYPIQUE

Nous n'avons pas pu distinguer la lignée typique de l'atypique dès le stade spermatogonial. Les spermatogonies atypiques sont en très petit nombre, ce qui ne permet pas de les discerner avec sûreté.

Le spermatoblaste atypique mesure environ 6 μ, sa chromatine est en masses plus ou moins sphériques éparses dans le suc nucléaire. On distingue dans un espace clair du plasma deux centrosomes qui se

fragmentent ensuite et donnent un amas de six à huit centrioles.

Les mitochondries granuleuses se mettent bout à bout dans l'élément plus âgé et forment des filaments et des anneaux. L'idiozome est formé par deux dictyosomes à substance chromophile arquée.

La membrane nucléaire disparaît, les masses de chromatine deviennent libres dans le cytoplasme. Les centrosomes se portent à la périphérie de la cellule et se réunissent au pôle postérieur. Les vésicules de chromatine se gonflent et se dissolvent dans le plasma (fig. XIX *a*). Chaque centrosome donne naissance à un flagelle et à une racine flagellaire. Les flagelles sont très longs dans la spermatide jeune (fig. XIX *b*). Les racines flagellaires forment un faisceau qui traverse peu à peu, de part en part le corps de la cellule.

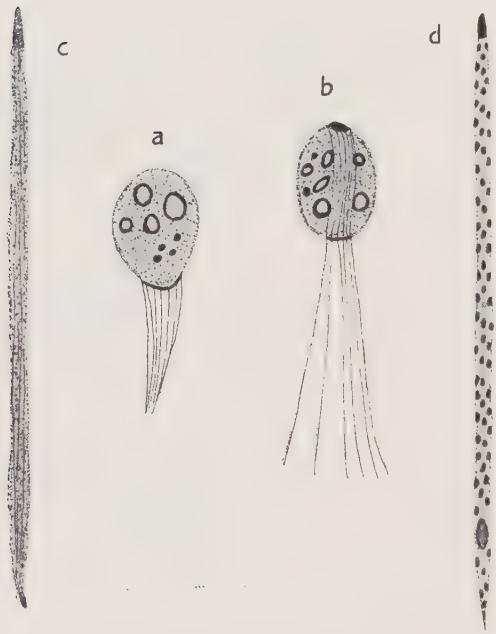


FIG. XIX *Nassa nitida*; *a*, *b*, Spermatides atypiques, Bo. Dub. Pr.; *d*, *c*, Spermatozoïdes atypiques; *c*, Bo. Dub. Pr.; *d*, Gr. G = 2.500.

La spermatide s'allonge, en même temps les flagelles régressent et finissent par disparaître complètement. Les vésicules de chromatine se dissolvent dans le cytoplasme, le spermatozoïde adulte est apyrène : il ne possède plus de chromatine démasquable. Il mesure environ 30 μ de long et un à 2 μ de large. Les racines flagellaires, dont le faisceau s'est dissocié, forment de légères stries à la surface du corps du spermatozoïde (fig. XIX *c*). Une spermatide évoluée de *Nassa* possède toujours des mitochondries granuleuses. Son extrémité antérieure est constituée par un petit capuchon qui présente les mêmes réactions que l'acrosome dans la lignée typique. Nous n'avons pu assister à sa formation à cause du petit nombre des éléments. Le résidu de Golgi a la forme d'un disque à périphérie plus chromophile que le centre. Les mitochondries en fins granules sont disposées à la surface du corps et forment une sorte de revêtement, de manteau (fig. XIX *d*). Dans le

spermatozoïde, le résidu de Golgi s'est un peu étiré dans le sens de la longueur du corps.

C. — Pollia Orbignyi

Nous ne reviendrons pas sur l'étude des spermatogenèses typiques et atypiques de *Pollia Orbignyi*, les phénomènes sont semblables à ceux observés chez *Nassa nitida*. Ainsi que nous l'avons dit (**1928**), les éléments spermatiques de *Pollia* sont intéressants, car on peut observer sur le vivant, sans aucune coloration préalable, les divers constituants du cytoplasme. Nous avons vu qu'il en était de même pour *Theodoxia fluviatilis ;* c'est aussi ce qui a lieu pour *Nassa nitida*.

D — Cyclostoma elegans

Les phénomènes des spermatogenèses typique et atypique ne sont pas, chez *Cyclostoma elegans*, absolument identiques à ceux observés chez *Nassa nitida*.

Lignée typique. — Les spermatogonies typiques sont des cellules d'environ 7 μ; elles ont un gros nucléole, de la chromatine en petits blocs et des mitochondries en grains.

Les phénomènes qui président à la première mitose de maturation sont semblables chez *Cyclostoma* à ceux observés chez *Nassa*.

Le nombre des chromosomes de *Cyclostoma elegans* doit être compris entre trente et quarante. Nous n'avons pas observé d'hétérochromosome.

Il n'y a pas production de cordons mitochondriaux au moment de la mitose, les mitochondries restent granuleuses et sont réparties entre les deux cellules-filles.

La spermiogenèse se fait comme celle de *Nassa nitida*; il y a cependant une différence importante dans la constitution de l'acrosome. L'idiozome de la spermatide est formé par la substance chromophile en anneau ouvert qui entoure la chromophobe interne. Il contient l'acrosome de Lenhossek qui lui-même contient le centrosome antérieur.

Le perforatorium se forme aux dépens de l'acrosome de Lenhossek et d'un petit lambeau de substance golgienne. Ici, comme dans le cas de *Cerithium vulgatum*, le centriole antérieur donne naissance à une sorte de cil intra-acrosomien. La formation de ce dernier est beaucoup moins nette que dans le cas du Cérithe; on ne le voit que dans la spermatide, lorsque le perforatorium est déjà formé.

Chez *Cyclostoma* on observe, appliqués contre la tête de la spermatide, les tégosomes. Ces éléments se présentent comme des écailles qui s'allongent en même temps que la tête spermatique, puis qui se fragmentent en écailles plus petites dans le spermatozoïde presque mûr.

Lignée atypique. — Les spermatozoïdes atypiques sont plus rares chez *Cyclostoma elegans* que chez *Nassa nitida*. Ils proviennent de spermatogonies que nous avons pu, dans quelques cas, distinguer des typiques par les contours irréguliers du noyau et des blocs de chromatine épars dans le suc nucléaire (fig. 235, pl. VIII).

Le spermatoblaste jeune possède un gros nucléole et de la chromatine en réseau assez régulier ainsi que deux centrosomes (fig. 236, pl. VIII). Il passe par une période d'accroissement; les centrosomes se divisent et on observe dans une plage claire un amas de sept à huit centrioles (fig. 237. pl. VIII). La chromatine est, à ce moment, en masses plus ou moins arrondies. La membrane nucléaire disparaît; les vésicules deviennent libres dans le cytoplasme et commencent à disparaître. Les centrosomes se portent à la périphérie de la cellule, puis glissent le long de celle-ci et viennent se réunir au pôle postérieur. Ils donnent naissance à des flagelles et à des racines flagellaires (fig. 238, pl. VIII) qui forment un faisceau. Celui-ci traversera bientôt, de part en part, le corps de la spermatide (fig. 239, pl. VIII) qui s'allonge. Les flagelles régressent et disparaissent complètement; les racines flagellaires s'écartent les unes des autres et forment des stries à la surface du corps du spermatozoïde.

Le spermatozoïde adulte (fig. 240, pl. VIII) est effilé à ses deux extrémités. Les racines flagellaires dissociées forment des stries à la surface du corps qui est revêtu d'un manteau de grains mitochondriaux (fig. 241, pl. VIII). L'extrémité antérieure se colore par la fuchsine acide, après fixation osmique; elle est probablement l'homologue des acrosomes que nous avons observés dans d'autres spermatozoïdes atypiques.

Observations sur le vivant. Colorations vitales

a) *Observations sur le vivant.* — Chez *Pollia Orbignyi* et *Nassa nitida* on peut observer sur le vivant, sans aucune coloration préalable, les divers constituants du cytoplasme. Dans le cas de *Nassa nitida* par exemple, on voit dans le spermatocyte I les dictyosomes formés des deux substances chromophile et chromophobe et, disséminés dans le plasma,

des granules de taille et de réfringence différentes. Les plus gros et les moins réfringents sont, comme nous allons le voir, les mitochondries, les autres sont des vacuoles.

Dans le spermatocyte II, on observe les mêmes constituants. Dans la spermatide on voit les sphères mitochondriales et l'idiozome formé par un anneau de substance chromophile limitant la chromophobe interne. Lorsque le filament chromatique commence à s'enfoncer dans le noyau, on l'aperçoit très bien, on peut suivre la formation de l'acrosome, observer l'idiozome au pôle antérieur au-dessus de l'extrémité antérieure du filament chromatique. On voit enfin les divers constituants des spermatides pendant leur évolution et ceux des spermatozoïdes adultes.

b) *Vert Janus* B. — Par le vert Janus B, on colore dans les spermatocytes I et II, les granules que nous avions observés sur le vivant comme étant les plus gros et les moins réfringents. Ce sont les mitochondries (fig. xx *a*, *b*). Dans la spermatide on teinte les sphères (fig. xx *c*), puis le manchon mitochondrial (fig. xx *d*) et enfin le segment intermédiaire du spermatozoïde (fig. xx *e*). Dans la lignée atypique, on met aussi les mitochondries en évidence (fig. xx *f*).

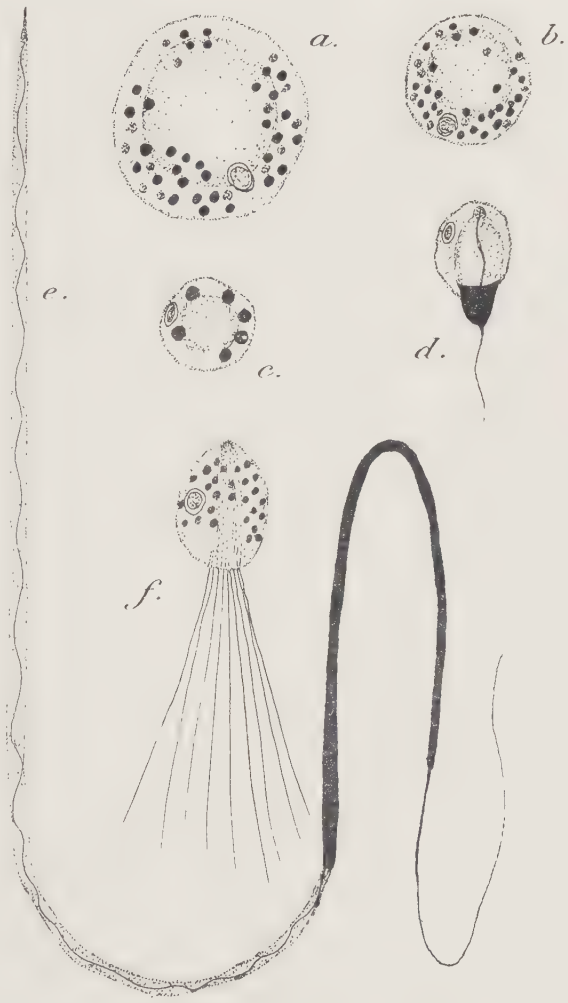


Fig. xx. *Nassa nitida.* Coloration vitale par le vert Janus. B. $\frac{G}{1}$= 2.500. *a*, spermatocyte I ; *b*, spermatocyte II; *c*, *d*, spermatides; *e*, spermatozoïde; *f*, spermatoblaste atypique;

c) *Rouge neutre.* — Par le rouge neutre on colore

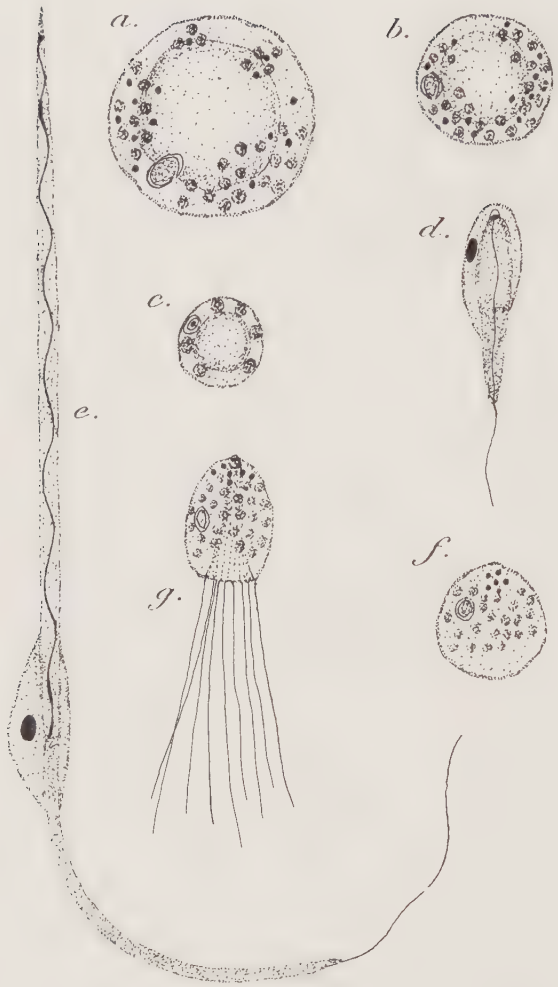


Fig. XXI. *Nassa nitida*. Coloration vitale par le rouge neutre. G = 2.500. *a*, spermatocyte I; *b*, spermatocyte II; *c*, *d*, spermatides; *e*, spermatozoïde; *f*, spermatoblaste atypique; *g*, spermatide atypique.

dans les spermatocytes I (fig. XXI *a*) et II (fig. XXI *b*), les granules que nous avions observés sur vivant comme étant les plus petits et les plus réfringents, ce sont les vacuoles disséminées dans le plasma.

Dans la spermatide, il ne reste généralement plus de vacuoles, rarement une ou deux très petites qui seront rejetées avec le reliquat de Golgi, mais on teint, en relation avec l'idiozome, une sphérule : c'est l'acrosome de Lenhossek (fig. XXI *c*). Après la formation du perforatorium on colore en rouge le résidu de Golgi et l'acrosome de Lenhossek (fig. XXI *d*), Dans le spermatozoïde, après rejet du reliquat de Golgi, on ne met plus en évidence que l'acrosome de Lenhossek.

Enfin, dans la lignée atypique on colore par le rouge neutre des vacuoles réunies en amas dans le spermatoblaste (fig. XXI *f*) et dans la spermatide qui évolue (fig. XXI *g*).

II. — Spermatozoïdes atypiques nombreux

Historique

Si l'on excepte *Paludina vivipara*, c'est chez les Prosobranches à spermatozoïdes atypiques nombreux se formant sans division que l'on a surtout étudié la double spermatogenèse.

Schenk (**1874-1875**) observe le premier les spermies atypiques de *Murex brandaris*.

Von Brunn (**1884**) signale deux sortes de spermatozoïdes chez *Murex brandaris* et *trunculus*, *Nassa mutabilis*, *Fusus syracusanus*, *Murex erinaceus*, *Columbella rustica*, *Marsenia* sp., *Aporrhais pes pelicani*, *Cassidaria echinophora*, *Dolium galea*, *Tritonium cutaceum et partheno peum*, *Vermetus gigas*. Il décrit rapidement le spermatozoïde atypique de *Vermetus* à cause de sa forme étrange. Il ressemble, dit-il, à un épi de maïs traversé par un filament central dont les extrémités se continuent, dans les deux directions, par un fil assez long.

Brock (**1887**) trouve chez quelques Prosobranches des îles Indiennes : *Pteroceras lambis*, *Strombus lengitinosus*, *Cypraea annulus*, *C. caput-serpentis*, *lurida* et *Tritonium lampas* des spermatozoïdes atypiques. Il les mesure et constate dans le genre *Cypræa* des longueurs différentes selon les espèces.

Kœhler (**1888**) décrit la spermatogenèse de *Murex brandaris* et *trunculus*. Il prétend que les spermatozoïdes vermiformes représentent les ovules qui se développaient dans la glande génitale des types hermaphrodites, et ne sont adaptés à aucune fonction déterminée.

Stéphan (**1903**) étudie les cellules germinales mâles de *Murex brandaris*, *M. trunculus* et *Triton nodifer*. Pour lui les éléments qui doivent donner naissance aux spermies apyrènes de *M. brandaris* se différencient de ceux de la série séminale ordinaire pendant le cours de la période d'accroissement. Il se produit une vacuolisation du cytoplasme, la cellule prend un aspect spumeux. Il se produit deux divisions; la spermatide prend une forme conique. Les cils vibratiles qui avaient apparu en rapport avec les corpuscules centraux se flétrissent et disparaissent.

Les spermies de *Murex trunculus* et *Triton nodifer* sont aussi, pour Stéphan, tout à fait apyrènes.

Colton (**1905**) décrit d'une façon insuffisante le spermatozoïde atypique de *Strombus pugilis*.

Retzius (**1905, 1906, 1909, 1912**) figure les spermatozoïdes typiques et atypiques d'un certain nombre d'espèces de Prosobranches.

Lams (**1910**) reprend l'étude des éléments spermatiques de *M. brandaris*. Il observe aussi deux divisions de maturation dans la lignée atypique donnant naissance à un spermatozoïde apyrène.

Takeya (**1910**) trouve chez *Melania* un spermatozoïde atypique formé sans mitoses de maturation et qui aurait conservé toute sa chroma-

tine. Ce cas unique chez les Prosobranches demanderait à être revu.

Reinke (**1911**, **1912**, **1913**, **1914**) étudie la formation des spermatozoïdes apyrènes de *Strombus bituberculatus* et de *Strombus gigas*. Le spermatozoïde atypique se forme à partir d'une cellule qui se différencie en passant par une période d'accroissement ininterrompue : c'est le spermatoblaste. Les centrosomes se multiplient, puis la membrane nucléaire disparaît et la chromatine devient éparse dans la cellule. Il y a formation des flagelles; en même temps, des sphères albuminoïdes apparaissent à la partie antérieure du spermatozoïde. Elles remplissent bientôt tout le corps. La partie interne des flagelles constitue une membrane ondulante. Le spermatozoïde adulte se compose d'un fuseau central et de la membrane ondulante. A l'intérieur de la cellule se trouvent de nombreux polygones composés d'albumine, ce sont probablement des réserves nutritives. Le spermatozoïde est animé de mouvements violents.

Kuschakewitsch (**1913**) décrit avec soin les spermatogenèses typique et atypique de *Vermetus gigas*. Le spermatozoïde apyrène se forme sans divisions de maturation, directement à partir de la spermatogonie atypique.

Il étudie (**1924**) les mitoses de maturation et les hétérochromosomes chez *Marsenia sp.*, *Turritella terebra*, *Neritina fluviatilis*, *Cerithium vulgatum*, *Columbella rustica* et *Vermetus gigas*.

Giese (**1915**) figure très sommairement les spermatozoïdes adultes eupyrènes et apyrènes de *Calyptraea sinensis*, *Crepidula unguiformis* et *Capulus hungaricus*.

Schitz (**1916**) décrit la spermatogenèse de *Columbella rustica*. Les spermatozoïdes atypiques se forment directement à partir du spermatocyte. La spermatogenèse n'est, en réalité, qu'une spermiogenèse. Le spermatozoïde mûr est dépourvu de toute trace de chromatine.

En 1920, il étudie les spermatogenèses de *Murex trunculus*, *Aporrhais pes pelicani*, *Fusus sp.*, *Nassa reticulata*, *Turritella triplicata* et *Bittium reticulatum*. Dans ces diverses espèces, il observe aussi des spermatozoïdes apyrènes se formant sans division.

Ch. Bataillon (**1921**) chez *Turritella communis* observe les spermatozoïdes de la lignée typique, toujours couplés deux à deux et un couple d'hétérochromosomes x et y.

Ankel (**1926**) trouve des spermatozoïdes atypiques chez *Scala* et *Janthina*. Les séries atypiques de *Scala* et de *Janthina* commenceraient avec des gonocytes qui ont, au point de vue morphologique, des carac-

tères d'œuf. Il décrit aussi les spermatozoïdes atypiques de quelques *Melanidae*. Il dit que ceux-ci sont formés après des divisions, mais il ne donne pas de précisions sur celles-ci. C'est pour cette raison que nous n'avons pas parlé de ce travail à propos de *Bythinia* et de *Cerithium*.

Nous avons étudié les spermatogenèses typiques et atypiques de *Columbella rustica*, *Murex trunculus*, *Murex brandaris*, *Murex Edwardsi* et *Murex tarentinus*.

La spermatogenèse typique est identique dans les quatre espèces de *Murex* étudiées, par contre les spermatozoïdes atypiques présentent de grandes différences de taille.

A. — Columbella rustica.

Les ampoules testiculaires de *Columbella rustica* sont limitées par une mince paroi conjonctive sous laquelle nous voyons, comme Schitz, les noyaux des cellules nourricières entourés par les gonies primitives et les spermatogonies typiques et atypiques (fig. 242, pl. VIII).

Dans le cytoplasme des cellules nourricières, on trouve des mitochondries granuleuses (fig. 243, pl. VIII). L'appareil de Golgi est formé par deux dictyosomes arqués. La chromatine des gonies primitives est en masses plus ou moins sphériques. Les gonies forment un syncytium (fig. 242, pl. VIII.)

C'est à partir du stade spermatogonial que nous distinguons la lignée typique de l'atypique.

Lignée typique

1. — *Spermatogonies.* — La spermatogonie typique possède un nucléole, deux centrosomes (fig. 244, pl. VIII), des mitochondries granuleuses et deux dictyosomes arqués (fig. 245, pl. VIII).

2. — *Spermatocytes.* — Le jeune spermatocyte I est une cellule d'environ 7 à 8 μ (fig. 246, pl. VIII). Il subit un accroissement qui double environ sa taille, il mesure après 14 μ (fig. 247, pl. VIII).

Avant la première division de maturation la chromatine qui était en petits blocs s'oriente et forme un spirème. Il devient ensuite plus épais en même temps les spires se relâchent (fig. 248, pl. VIII).

Au moment de la formation du spirème une petite partie de la chromatine est venue s'appliquer contre la membrane nucléaire, c'est l'hétérochromosome que Schitz (**1918**) n'a pas signalé, mais qui a été figuré

par Kuschakewitsch (**1924**). Le spirème s'oriente en formant des anses dont les extrémités sont dirigés vers l'hétérochromosome (fig. 249, pl. VIII).

Les anses du bouquet qui ont un aspect épineux se couplent. Elle deviennent libres dans le suc nucléaire où elles présentent des formes diverses : anneaux, ovales plus ou moins allongés, cordelettes enroulées. La condensation se continue, on obtient un certain nombre de chromosomes massifs plus ou moins sphériques.

En métaphase (fig. 250, pl. VIII), on distingue des chromosomes dont le nombre haploïde paraît être dans le voisinage de vingt. Se dirigeant vers un des pôles, on voit l'hétérochromosome constitué par deux disques aplatis et accolés. Il va dans une des cellules-filles.

Les mitochondries présentent dans le spermatocyte I un développement tout à fait exceptionnel. Les grains mitochondriaux de spermatocyte I jeune augmentent de volume et de nombre pendant la période d'accroissement. A la fin de celle-ci le cytoplasme du spermatocyte I est bourré d'énormes granules (fig. 251, pl. VIII).

Les deux dictyosomes du spermatocyte (fig. 251, pl. VIII) se divisent. On a des spermatocytes avec des appareils de Golgi de plus en plus volumineux constitués par trois, quatre, cinq, six, sept jusqu'à huit dictyosomes arqués (fig. 252, 253, pl. VIII). La division ne va pas plus loin.

Comme chez *Cerithium vulgatum*, pendant une partie de la période d'accroissement, les deux centrosomes postérieurs se trouvent à l'intérieur de la substance chromophobe de l'appareil de Golgi (fig. 252, pl. VIII). Au moment de la première mitose de maturation les mitochondries ne subissent aucun changement. Des huit dictyosomes, quatre vont dans chacun des spermatocytes II formés.

Le spermatocyte II (fig. 254, pl. VIII) mesure environ 8 μ. Sa division est normale, l'hétérochromosome se clive comme les autosomes.

Le cytoplasme du spermatocyte II est bourré de gros grains mitochondriaux (fig. 255, pl. VIII), qui au moment de la division s'étirent et prennent une forme ovale.

Les dictyosomes ne se divisent pas de nouveau, deux allant dans chacune des spermatides.

3. — *Spermiogenèse.* — La spermatide jeune jeune possède un corps chromatoïde semblable à celui que nous avons trouvé chez le Cérithe (fig. 256, pl. VIII).

Schitz (**1918**) décrit un nucléole à l'intérieur du noyau et fait dériver le filament chromatique de ce dernier. Nous allons voir qu'ici, comme dans les spermatogenèses que nous avons précédemment étudiées, le filament chromatique dérive du centrosome antérieur. Le corps chromatoïde persiste dans le suc nucléaire pendant que la chromatine se condense, il disparaît lorsque le noyau a pris un aspect complètement pycnotique.

Les grains mitochondriaux de la spermatide jeune se soudent pour donner huit ou dix sphères mitochondriales (fig. 260, pl. VIII) qui se fusionnent deux à deux pour constituer quatre ou cinq sphères de plus grande taille (fig. 261 et 262, pl. VIII) d'abord éparses dans le cytoplasme, elles se portent par la suite au pôle inférieur de la spermatide. Elles se soudent enfin en deux grosses masses situées de part et d'autre de la centrodesmose (fig. 263, pl. VIII),

Les deux dictyosomes de la spermatide jeune se soudent et réalisent une sorte de fer à cheval. Sur le bord de la substance chromophobe on voit le centrosome antérieur (fig. 260, 261, 262, etc., pl. VIII) qui se trouve à l'intérieur de l'acrosome de Lenhossek. Comme chez *Conus mediterraneus*, on ne le distingue ici que dans la spermatide.

Le centriole a l'air d'exercer une traction sur la substance chromophobe qui donne un court prolongement (fig. 263, pl. VIII).

Le perforatorium se forme aux dépens du centrosome antérieur du grain acrosomien et d'une petite partie de susbtance chromophobe. Le résidu se détache et descend (fig. 265, pl. VIII).

Le spermatozoïde mûr a la tête allongée, traversée de part en part par le filament chromatique (fig. 267, pl. VIII). Il est surmonté par l'acrosome qui a la forme d'un petit capuchon à sommet arrondi (fig. 269, pl. VIII). Après fixation acétique, on ne voit que le centrosome antérieur (fig. 268, pl. VIII).

Le segment intermédiaire est très important, ce que laissait prévoir le grand développement des mitochondries.

Lignée atypique

D'une manière générale les spermatogonies typiques et atypiques se tiennent, côte à côte, autour des cellules nourricières. On reconnaît les spermatogonies atypiques à leur noyau ovale. Les deux évolutions ont lieu en même temps, on trouve mélangés les divers stades des lignées typiques et atypiques. Dans certains cas, une partie de l'ampoule testi-

culaire ne contient que des éléments atypiques, les typiques occupant le reste de l'ampoule.

La spermatogonie de dernière génération est le spermatoblaste atypique qui donne directement le spermatozoïde apyrène.

Le spermatoblaste jeune diffère peu de la spermatogonie. Le noyau est ovale, avec des contours plus ou moins irréguliers. Le réseau chromatique se résout en granules (fig. 271, pl. VIII). Le spermatoblaste possède deux centrioles (fig. 270, pl. VIII) qui se divisent et en donnent quatre (fig. 272, pl. VIII).

La membrane nucléaire disparaît, les blocs de chromatine tombent dans le cytoplasme (fig. 273, pl. VIII) se gonflent et deviennent vésiculeux.

Les grains centrosomiens se portent vers la périphérie de la cellule (fig. 274, pl. VIII).

Le spermatoblaste jeune a des mitochondries granuleuses et quatre dictyosomes séparés, légèrement arqués (fig. 275, pl. VIII).

Les centrosomes se mettent côte à côte, au pôle postérieur du spermatoblaste (fig. 277, pl. VIII). Les racines flagellaires forment un faisceau qui s'enfonce dans le corps de la cellule (fig. 278, pl. VIII) et le traverse bientôt de part en part (fig. 279, pl. VIII).

Pendant que s'accomplissent ces processus, les dictyosomes se placent au-dessus du faisceau des racines flagellaires qui s'allongent de plus en plus, puis ils se soudent (fig. 276, pl. VIII) et secrètent une formation identique à l'acrosome de la lignée typique. Une fois l'acrosome formé les dictyosomes se détachent et se portent au pôle postérieur de la spermatide (fig. 280, pl. VIII), ils se présentent comme un disque à périphérie plus chromophile que le centre.

Le spermatoblaste s'allonge (281, pl. VIII). Les flagelles régressent, ils deviennent de plus en plus courts et manquent dans le spermatozoïde adulte. Les racines flagellaires s'écartent les unes des autres, deviennent sous-pellicullaires et forment les stries du spermatozoïde apyrène.

Les grains mitochondriaux se portent vers l'extrémité antérieure du spermatozoïde, ils se disposent le long des fibres dissociées du faisceau des racines flagellaires (fig. 282, 283, pl. IX).

Le spermatozoïde adulte (fig. 284, pl. IX) est complètement apyrène; il est allongé, effilé à ses deux extrémités, l'antérieure étant constituée par l'acrosome. Il présente des stries et de nombreuses granulations qui se colorent en vert après fixation par le Bouin et coloration au Prenant et dont nous n'avons pu déterminer la nature. Les mitochondries se sont disposées

le long des extrémités antérieures des racines flagellaires. Vers le pôle postérieur du spermatozoïde, se tient inchangé le résidu du Golgi qui n'est pas éliminé (fig. 285, pl. IX).

B. — Murex tarentinus, Murex Edwardsi, Murex brandaris et Murex trunculus.

Les spermatogenèses typiques et atypiques de *Murex trunculus* et de *M. brandaris* ont été déjà en partie décrites, celles de *M. Edwardsi* et de *M. tarentinus* ne l'ont pas été encore. L'étude de cette série de *Murex* est intéressante, car elle montre que si chez ces quatre espèces les spermatozoïdes typiques ne diffèrent que par une légère variation dans leurs longueurs, il n'en est pas de même des spermatozoïdes atypiques qui présentent entre eux de très grandes différences de taille et de forme.

La spermatogenèse typique est identique dans ces quatre espèces, nous la décrirons rapidement car les phénomènes sont semblables à ceux dont nous avons déjà parlé. Les spermatozoïdes atypiques, apyrènes, se forment directement à partir du spermatoblaste atypique sans subir de divisions de maturation. Nous traiterons séparément des spermatogenèses atypiques dans les quatre espèces étudiées.

I. — Spermatogenèses typiques

Le testicule de *M. tarentinus*, *M. Edwardsi*, *M. brandaris* et *M. trunculus* est constitué par des ampoules contenant tous les stades des spermatogenèses typique et atypique, sauf chez *M. brandaris*, car dans cette espèce les ampoules sont remplies par une seule catégorie d'éléments de la spermatogenèse typique soit par des spermatocytes, soit par des spermatides et des spermatozoïdes; dans ce dernier cas, on rencontre des spermatoblastes atypiques qui commencent leur évolution; les deux développements ne sont pas synchrones.

1. *Gonies primitives typiques et atypiques.* — Nous avons étudié chez *M. brandaris* le début du développement de la glande génitale mâle et les gonies primitives. Les noyaux de celles-ci plongés dans un syncytium sont polymorphes et souvent réniformes et présentent de grandes différences de taille (fig. 286, pl. IX). Les uns mesurent environ 5 μ 5, leur chromatine est en blocs irréguliers; ils ont généralement deux nucléoles, ce sont eux qui donneront naissance aux spermatogonies typiques; les autres mesurent environ 10 μ 5, leur chromatine est aussi

en blocs irréguliers, ils ne présentent qu'un unique nucléole, ils donneront naissance aux spermatogonies atypiques.

Chez *M. trunculus* et *brandaris*, les spermatogonies forment un syncytium.

Les noyaux des spermatogonies sont groupés autour des cellules nourricières qui chez *M. tarentinus*, par exemple (fig. 287, pl. IX) ont un noyau allongé à chromatine granuleuse et avec un nucléole. Les spermatogonies typiques de la même espèce (fig. 288, pl. IX) ont un protoplasme différencié. Le noyau possède un ou deux nucléoles, qui présentent une structure particulière, les bords se colorent plus fortement que le centre, la chromatine est granuleuse.

2. *Spermatocytes.* — Le spermatocyte I au repos possède un noyau à chromatine en réseau et deux centrosomes (fig. 289, pl. IX). Au moment de la formation du spirème, chez *M. trunculus* et *M. tarentinus* un hétérochromosome vient s'appliquer contre la membrane nucléaire.

Nous n'avons pu dénombrer les chromosomes de *M. tarentinus*. L'hétérochromosome monte en avance vers l'un des pôles (fig. 290, pl. IX), et ne se clive pas durant la première division de maturation.

Nous avons trouvé chez *M. trunculus* quatorze comme nombre haploïde des chromosomes et un hétérochromosome (fig. 291, pl. IX).

Dans le spermatocyte I, les mitochondries sont granuleuses et dans un hémisphère, il y a deux dictyosomes arqués (fig. 292, pl. IX). On distingue, à l'intérieur de l'apparcil de Golgi, l'acrosome de Lenhossek (fig. XXII *a* et 293, pl. IX).

Après coloration sur le frais par le Soudan III en solution alcoolique, ou avec le mélange de Biondi, après l'emploi des réactions de Smith-Dietrich et de Ciaccio, on observe des bossellements en forme de demi-lunes à la périphérie du noyau ce sont les tégosomes (fig. 296, 297, pl. IX). Au moment de la division, les grains mitochondriaux se mettent bout à bout, se soudent pour donner des cordons, qui seront répartis entre les deux cellules-filles. Les deux dictyosomes se divisent par étirement.

La division du spermatocyte II est normale, l'hétérochromosome se clive comme les autosomes.

Les filaments mitochondriaux du spermatocyte II jeune se résolvent en granules pendant la période de repos de la cellule (fig. 294, pl. IX).

L'appareil de Golgi est formé de deux dictyosomes arqués. On observe, toujours à la périphérie du noyau, les tégosomes (fig. 298, pl. IX). Au cours de la deuxième mitose de maturation les granules mitochondriaux se comportent comme dans la division précédente.

Les dictyosomes se divisent et chacune des parties formées va dans une spermatide.

3. *Spermiogenèse.* — La chromatine de la spermatide se condense et forme une sorte de coupe à la partie postérieure du noyau (fig. 299, pl. IX) qui prend peu à peu un aspect entièrement pycnotique.

Les courts cordons mitochondriaux qui s'étaient formés au moment de la deuxième mitose de maturation se résolvent à nouveau en granules dans la spermatide jeune. Ceux-ci se fusionnent pour donner les sphères mitochondriales. Il y en a six chez *M. tarentinus*, huit chez *M. trunculus*. (fig. 300, pl. IX). Elles se soudent pour donner un manchon d'abord court (fig. 301, pl. IX), qui par la suite s'allonge.

Les deux dictyosomes se fusionnent pour donner un dictyosome unique en fer à cheval qui monte vers le sommet de la spermatide et donne par le mécanisme habituel l'acrosome et un résidu (fig. 303, pl. IX).

Chez les *Murex*, le perforatorium est formé par l'acrosome de Lenhossek et par un peu de substance chromophobe. Dans la spermatide jeune (fig. 301, pl. IX), les tégosomes sont toujours à la périphérie du noyau. Lorsque la tête spermatique s'allonge les tégosomes restent appliqués contre elle; ils forment des écailles colorables, par la fuchsine acide (fig. 304, 305, pl. IX).

Le spermatozoïde adulte mesure environ 70 μ chez *M. tarentinus* et *Edwardsi*, 60 μ, chez *M. brandaris* et 50 μ chez *M. trunculus* (fig. 306, pl. IX), Les tégosomes forment, sur la tête, de petites écailles qui peuvent constituer une sorte de spire.

II. — Spermatogenèses atypiques

a) *Murex tarentinus.* — *Murex tarentinus* peut être considéré comme un terme de passage entre les Prosobranches à spermatozoïdes atypiques rares et ceux à spermatozoïdes atypiques très nombreux.

Les spermatozoïdes apyrènes de *Murex tarentinus* ne sont pas en grand nombre et mesurent tout au plus 12 μ de long, tandis que les eupyrènes atteignent environ 70 μ.

Les spermatogonies atypiques se trouvent mélangées aux typiques,

autour des cellules nourricières. Elles ont un noyau à contour irrégulier et à chromatine granuleuse.

Le spermatoblaste atypique est une petite cellule à chromatine vésiculeuse et à deux centrosomes (fig. 309, pl. IX) qui se divisent et donnent un petit amas de granules.

La membrane nucléaire disparaît, les vésicules de chromatine tombent dans le cytoplasme (fig. 310, pl. IX). Le spermatoblaste jeune renferme des mitochondries granuleuses et deux ou trois dictyosomes arqués. Chaque centrosome donne naissance à un flagelle et à sa racine. Le faisceau des racines flagellaires (fig. 311, pl. IX) s'enfonce dans le corps de la cellule pour le traverser de part en part (fig. 312, pl. IX).

C'est probablement pendant que le faisceau des racines flagellaires s'enfonce dans le protoplasme que, par un mécanisme semblable à celui que nous avons observé dans diverses espèces, les dictyosomes viennent se placer au-dessus de celles-ci pour sécréter l'acrosome.

Les vésicules de chromatine se gonflent et disparaissent peu à peu dans le plasma, il n'en reste qu'une (fig. 313, pl. IX), qui s'efface à son tour.

Les granules mitochondriaux se mettant bout à bout forment un cordon (fig. 316, pl. IX) contourné qui se résoudra à nouveau en granules dans le spermatoblaste plus âgé.

Pendant que le spermatoblaste s'allonge, les flagelles régressent peu à peu pour disparaître complètement dans le némasperme. Les racines flagellaires s'écartent les unes des autres se plaquent contre la membrane cellulaire et forment des stries très nettes à la surface du spermatozoïde qui prend l'aspect d'une nasse (fig. 318, pl. IX).

La spermie adulte est apyrène. Son extrémité antérieure porte l'acrosome qui s'est effilé (fig. 319, pl. IX).

Les granules mitochondriaux se sont disposés le long des extrémités antérieures des racines flagellaires. Vers l'extrémité postérieure du spermatozoïde, on trouve le résidu de Golgi en forme de disque (fig. 316, pl. IX).

Les apyrènes se groupent en rosettes, leurs acrosomes implantés dans une cellule nourricière (fig. 320, pl. IX). Il existe donc de véritables spermatophores de spermatozoïdes apyrènes.

b) *Murex Edwardsi.* — Les spermatozoïdes apyrènes de *Murex Edwardsi* sont de plus grande taille et plus nombreux que ceux de *M. tarentinus.*

Le cas de *M. Edwardsi* est en quelque sorte intermédiaire entre celui de *M. tarentinus* et celui des *M. brandaris* et *trunculus* chez lesquels les spermatozoïdes atypiques sont très nombreux.

Dans leurs grandes lignes, les phénomènes de la spermatogenèse sont semblables chez *M. Edwardsi* à ceux que nous avons observés chez *M. tarentinus.*

Les vésicules de chromatine prennent, lorsqu'elles sont libérées dans le cytoplasme, des formes tout à fait caractéristiques (fig. 322, pl. IX), elles se présentent comme des sphères à intérieur clair et à périphérie sombre, celle-ci n'est pas homogène, elle présente des raies plus foncées. Ces vésicules dégénèrent très vite. Il n'en reste bientôt plus qu'une fortement gonflée, qui présente un aspect ponctué (fig. 323, pl. IX).

L'évolution de la spermatide se poursuit (fig. 324-325, 326, 327, pl. IX).

Lorsque le faisceau des racines flagellaires a traversé le corps de la cellule, il se dissocie en quatre faisceaux secondaires qui s'écartent les uns des autres. Chacun porte à sa base une petite touffe de flagelles (fig. 328, pl. IX). Les flagelles régressent et finalement disparaissent, les fibres qui constituent les quatre faisceaux secondaires s'écartent et donnent des stries très nettes à la surface du corps du spermatozoïde (fig. 329, pl. IX) qui mesure environ 35 μ.

Lorsque le faisceau des racines flagellaires commence à s'enfoncer dans le cytoplasme, les deux dictyosomes du spermatoblaste (fig. 330, pl. IX) viennent se placer au-dessus de son extrémité antérieure. Ils se soudent et sécrètent un capuchon, l'acrosome. Celui-ci sera porté par les racines flagellaires (fig. 331, pl. IX) à l'extrémité antérieure de la spermatide. Les grains mitochondriaux vont vers l'extrémité antérieure du spermatozoïde (fig. 333, pl. IX), ils s'orientent le long des extrémités antérieures des racines flagellaires (fig. 334, pl. IX).

c). *Murex brandaris.* — Le spermatoblaste jeune (fig. 335, pl. IX) évolue comme celui de *M. tarentinus* et *Edwardsi* (fig. 337, 338, pl. IX). Les vésicules de chromatine présentent l'aspect ponctué que nous avons déjà observé chez *M. Edwardsi* (fig. 339, pl. IX). Des restes de chromatine persistent longtemps à l'extrémité postérieure du spermatoblaste âgé (fig. 340, pl. IX et 341, pl. X); cette chromatine résiduelle disparaît à son tour et le spermatozoïde adulte est complètement apyrène (fig. 342, pl. X). Il mesure environ 60 μ, il est allongé

avec des extrémités arrondies, les racines flagellaires dissociées lui donnent un aspect strié, les stries sont nombreuses et fines.

Au moment où le faisceau des racines flagellaires s'enfonce dans le cytoplasme, les deux dictyosomes du spermatoblaste (fig. 336, pl. IX) se placent au-dessus de son extrémité antérieure, ils se soudent et sécrètent l'acrosome. Le résidu de Golgi se détache ensuite.

L'acrosome est porté par le faisceau des racines flagellaires à l'extrémité antérieure du spermatozoïde (fig. 346, pl. X).

Les granules mitochondriaux vont vers le pôle postérieur de la spermatide (fig. 344, pl. X); ils n'y demeurent pas, ils se dirigent vers l'extrémité antérieure et se disposent le long des fibres dissociées des racines flagellaires (fig. 346, pl. X).

d). *Murex trunculus* — Les vésicules de chromatine libres dans le cytoplasme sont très nombreuses (fig. 347, pl. X), elles se gonflent (fig. 348, pl. X) et disparaissent peu à peu dans le plasma. Cette dissolution est assez lente (fig. 349, pl. X). Dans le spermatozoïde presque adulte, nous trouvons encore une vésicule très gonflée (fig. 350, pl. X), elle disparaît à son tour (fig. 351, pl. X).

Le spermatozoïde atypique est complètement apyrène. Il mesure environ 200 μ et a un aspect vermiforme.

Pendant que le faisceau des racines flagellaires s'enfonce dans le cytoplasme les quatre dictyosomes du spermatoblaste (fig. 352, pl. X) se placent au-dessus de son extrémité. Ils paraissent se souder (fig. 353, pl. X) et sécrètent un capuchon, l'acrosome. Peu après sa formation le résidu de Golgi se détache (fig. 354, pl. X) et prend la forme d'un disque dont la périphérie est plus chromophile que le centre (fig. 355, pl. X).

Les flagelles s'allongent ainsi que les racines flagellaires qui s'enfoncent de plus en plus dans le corps de la cellule coiffées par l'acrosome qui est ainsi porté à l'extrémité antérieure de la spermatide (fig. 355, 356, pl. X).

L'acrosome, arrondi dans la spermatide âgée, s'effile et présente une pointe plus ou moins recourbée dans le spermatozoïde adulte (fig. 358, 359, 360, pl. X). Les granules mitochondriaux se placent le long de la partie antérieure de la nasse flagellaire. Le résidu de Golgi se trouve vers la partie postérieure du spermatozoïde.

Ces spermatozoïdes atypiques se piquent sur une cellule nourricière par leur acrosome tout comme les typiques.

Colorations vitales

a) *Rouge neutre.* — Dans les spermatocytes I et II de *Murex trunculus* par exemple, nous avons coloré des vacuoles réunies en amas et l'acrosome de Lenhossek (fig. XXII *a* et *b*).

Dans la spermatide, après la formation du perforatorium (fig. XXII *c*) on colore l'acrosome de Lenhossek et le résidu de Golgi qui peut être en une masse unique ou se fragmenter en deux ou trois granules.

Dans la lignée atypique de *M. trunculus*, le vacuome est important. On colore dans le spermatoblaste jeune un amas de grosses vacuoles (fig. XXII *d*). Celles-ci se portent au pôle postérieur dans le spermatoblaste plus âgé (fig. XXII *e*), elles y demeurent jusqu'à la fin de la spermiogenèse. Parmi les vacuoles, on distingue une masse colorée par le rouge neutre, plus grosse que ces dernières, c'est le reliquat de Golgi.

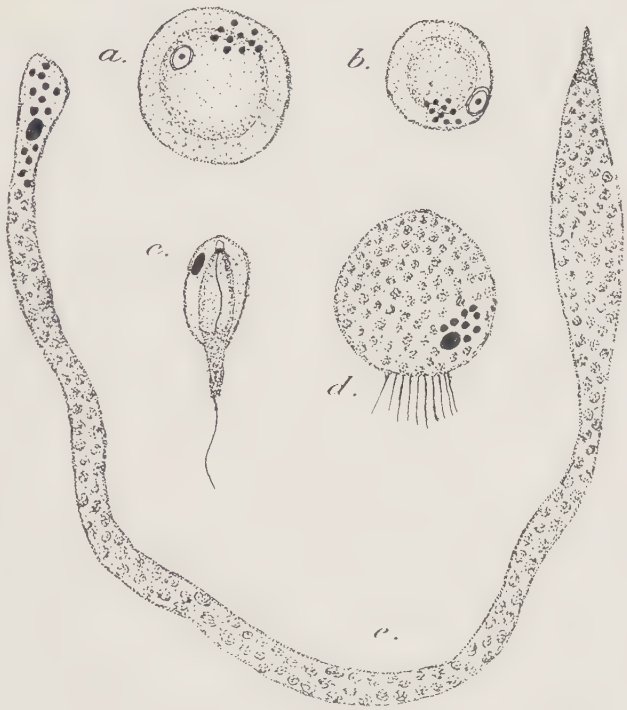


Fig. XXII. *Murex trunculus.* Coloration vitale par le rouge neutre; *a*, spermatocyte I; *b*, spermatocyte II; *c*, spermatide. G = 2.500; *d*, *e*, spermatides atypiques G = 1.000.

b) *Vert Janus.* — Par le vert Janus nous avons coloré uniquement dans les lignées typiques et atypiques les mitochondries.

PARTIE GÉNÉRALE

CHAPITRE PREMIER

Le Noyau

Étant donné l'importance du comportement du noyau durant les spermatogenèses typiques et atypiques des Prosobranches, nous allons faire une étude générale de ce dernier.

Historique général

L'étude des mitoses de maturation a été faite chez les Prosobranches par Meves dès 1903. Dans le matériel qu'il a observé, *Paludina vivipara*, il ne trouve pas un nombre de chromosomes constant; celui-ci est habituellement de quatorze, mais il peut y en avoir deux ou trois en plus. C'est la première division qui est réductionnelle; la deuxième est équationnelle.

Kuschakewitsch (**1910-13-20**), Hyman (**1923**), Ankel (**1924**), Schitz (**1916-18-20**), Alexenko (**1928**) décrivent les mitoses de réduction dans les espèces de Prosobranches qu'ils ont étudiées. Schitz ne partage pas l'opinion de Moore (**1906**) et ne croit pas au « synapsis ». « Quant à la signification du stade dit « synapsis », je partage pleinement l'opinion de Meves (**1903**), Kuschakewitsch (**1902**) et Champy (**1913**), qu'en réalité ce prétendu stade n'est autre chose qu'un « artéfact ».

Certains observateurs ont signalé, chez les Prosobranches, la présence d'un hétérochromosome qui déterminerait le sexe.

Schitz (**1916-18-20**) ne trouve pas de chromosome accessoire dans les espèces de Prosobranches qu'il a étudiées. « Je n'ai pu, dit-il, constater la présence des hétérochromosomes et je m'incline vers le point de vue de Champy (**1913**) qui conseille la plus grande prudence dans cette question délicate. »

Ch. Bataillon (**1920**) signale chez *Turritella communis* un chromosome X et un chromosome Y et écrit :

« Si, ici comme ailleurs, nous admettons que les hétérochromosomes sont des symptômes sexuels, nos couples se présenteront les uns comme déterminants mâles, les autres comme déterminants femelles. »

Hyman (**1923**) trouve un chromosome X chez *Fasciolaria tulipa*. Kuschakewitsch (**1924**) réunit en un mémoire ses observations sur les hétérochromosomes des Prosobranches qu'il a étudiés : *Nassa mutabilis*, *Marsenia* sp., *Turitella terebra*, *Neritina fluviatilis Cerithium vulgatum*, *Vermetus gigas*, *Conus mediterraneus*.

Enfin Alexenko (**1928**) a repris l'étude du chromosome accessoire de *Neritina fluviatilis*.

Meves (**1903**) fit le premier une étude détaillée du comportement du noyau pendant la spermatogenèse atypique des Prosobranches. Il n'y a pas au moment des mitoses formation de vrais chromosomes, mais de vésicules de chromatine qui sans clivage sont réparties entre les deux cellules-filles. *Paludina vivipara* présente deux mitoses de maturation anormales. Il en est de même chez *Cerithium vulgatum* (Kuschakewitsch, **1920**), *Conus mediterraneus* (Kuschakewitsch, **1913**) n'en possède qu'une seule. Dans les autres espèces de Prosobranches étudiées, on n'observe pas de divisions de maturation; la chromatine devient vésiculeuse, puis se dissout peu à peu dans le cytoplasme, le spermatozoïde adulte ne contenant plus de chromatine démasquable, (Reinke **1911-13-14**, Schitz **1916-18-20**).

1. — Le noyau dans la lignée typique

a) Spermatogonie. — La chromatine du noyau spermatogonial peut se présenter sous forme d'un réseau assez régulier chez *Theodoxia fluviatilis*, *Conus mediterraneus*, *Columbella rustica* ou en petits blocs inégaux chez *Trochus mutabilis* et *turbinatus*, *Zizyphinus striatus* et *granulatus*, *Patella caerulea*, *Cerithium vulgatum*, *Murex trunculus*, *brandaris*, *tarentinus* et *Edwardsi*.

Chez *Patella*, *Trochus*, *Zizyphinus*, *Theodoxia*, *Cerithium*, *Columbella*, on observe un gros nucléole. Il y en a deux chez *Murex tarentinus*; ils possèdent une structure particulière; ils sont plus foncés à la périphérie qu'au centre. Nous avons différencié les nucléoles de la chromatine par l'emploi de la coloration de Mann.

b) Spermatocyte I. — Le noyau du spermatocyte I à l'état de repos présente un réseau de chromatine plus ou moins régulier. Il ne subit pas de changements notables pendant la période d'accroissement du spermatocyte.

Dans le réseau de chromatine de *Columbella rustica* on observe un

nucléole. On en trouve aussi dans le spermatocyte de *Cerithium vulgatum*. A la fin de la période d'accroissement, le noyau étant devenu plus clair, on observe, outre le nucléole, un ou deux corps pyrénoïdes semblables à ceux signalés par CHAMPY (**1913**) chez les Batraciens.

Au commencement de la première mitose de maturation, le nucléole disparaît chez *Columbella* et *Cerithium*, tandis que chez ce dernier les corps pyrénoïdes persistent. Dans le noyau du spermatocyte I qui prépare sa mitose, les granules de chromatine épars sur la trame se mettent bout à bout et forment un spirème d'abord étroit et fortement replié sur lui-même, puis plus large et plus court. Ce spirème se fragmente en un certain nombre de tronçons. Ceux-ci se rapprochent deux à deux et se soudent. Contrairement à SCHITZ (**1918-1920**), nous avons observé dans nos préparations des stades synapsis très nets. Le couplage des chromosomes se fait d'une façon un peu différente suivant les espèces. Tantôt ils se mettent en croix, tantôt simplement côte à côte et la conjugaison s'opère.

Dans les Prosobranches que nous avons étudiés, c'est bien la première division de maturation qui est réductionnelle.

Les chromosomes doubles qui se présentent comme des bâtonnets, se recourbent, forment des anses. Celles-ci s'orientent vers un point de la membrane nucléaire déterminé par la présence dans le cytoplasme des deux corpuscules centraux. Ces anses primitivement longues et grêles, se contractent, puis deviennent libres dans le suc nucléaire sous forme d'anneaux ou de masses plus ou moins sphériques.

La membrane nucléaire disparaît, la figure de division s'organise, les chromosomes sont épars sur le fuseau.

Nous avons toujours trouvé un nombre de chromosomes constant pour une espèce donnée. Nous en avons trouvé par exemple : dix-huit chez *Theodoxia fluviatilis*, trente-deux chez *Cerithium vulgatum*, trente-quatre chez *Bythinia tentaculata*, vingt-huit chez *Conus mediterraneus* et vingt-huit aussi chez *Murex trunculus*.

Les chromosomes que l'on rencontre sur le fuseau de division sont sous forme de bâtonnets plus ou moins allongés; ils se divisent longitudinalement à la métaphase.

En relation avec les fibres fusoriales chez *Cerithium vulgatum*, on observe un ou deux corpuscules. KUSCHAKEWITSCH (**1920**) les interprète comme des corps chromatoïdes, puis en 1924 comme des hétérochromosomes. Pour nous, ce sont les corps pyrénoïdes que nous avons déjà

observés dans le noyau du spermatocyte I avant la division et que Kuschakewitsch (**1920**) n'avait pas vus à ce stade; ils se différencient des chromosomes par leur colorabilité. Après la triple coloration de Prenant par exemple, ils ont une teinte noir-verdâtre qui se distingue du noir franc des chromosomes.

Comme Bataillon (**1920**), Hyman (**1923**), Kuschakewitsch (**1924**), et Alexenko (**1928**), nous avons trouvé des hétérochromosomes dans un certain nombre des espèces de Prosobranches que nous avons étudiées.

La petite taille des éléments de *Trochus*, *Zizyphinus* et *Patella* ne nous a pas permis de compter chez ces espèces les chromosomes et de nous prononcer sur la présence ou l'absence d'un hétérochromosome.

Chez *Theodoxia fluviatilis*, nous avons trouvé un chromosome X et son partenaire synaptique Y. Kuschakewitsch (**1924**), Alexenko (**1928**) n'ont signalé chez *Theodoxia* qu'un chromosome X. Au stade de la plaque équatoriale, par exemple, X est allongé et présente deux ou trois étranglements, tandis que Y est tout petit et sphérique.

A la première mitose de maturation, le chromosome X va dans une des cellules-filles et la chromosome Y dans l'autre.

Dans les autres espèces de Prosobranches où nous avons observé un hétérochromosome nous n'avons trouvé qu'un chromosome X. Chez *Conus mediterraneus*, *Pisania maculosa*, *Murex trunculus* et *Murex tarentinus*, il a la forme d'un bâtonnet, chez *Columbella rustica* d'un disque aplati.

Durant les stades qui préludent à la première mitose de maturation, le chromosome X vient se placer contre la membrane nucléaire; c'est vers lui que s'orientent les anses du bouquet. Il ne se clive pas au cours de cette première division chez *Conus*, *Pisania*, *Murex* et passe indivis dans une des cellules-filles.

Chez *Columbella*, il se clive au moment de la mitose (prédivision) et se présente comme deux disques superposés, mais les deux disques passent dans la même cellule.

c) Spermatocyte II. — Après la première mitose de maturation, le noyau du spermatocyte II se reconstitue et passe par une période de repos qui est assez longue, car on rencontre dans les ampoules testiculaires de nombreux spermatocytes II au repos. Leur chromatine est en réseau assez régulier. Chez *Cerithium vulgatum*, on observe dans le suc nucléaire un ou deux corps pyrénoïdes.

La seconde mitose de maturation est équationnelle. Les hétéro-

chromosomes se clivent comme les autosomes. Dans le cas de *Conus*, *Pisania*, *Columbella*, *Murex*, nous avons des spermatides non identiques au point de vue chromosomien; les unes ont n et les autres $n+x$ chromosomes.

d) Spermiogenèse. — Le noyau subit pendant la spermiogenèse des transformations importantes. Les chromosomes qui avaient conservé leur individualité pendant la période de maturation ont l'air de la perdre dans la tête spermatique, qui devient une masse compacte de chromatine à aspect pycnotique.

Après la deuxième division de maturation, le noyau de la spermatide revient à l'état quiescent et présente des blocs de chromatine assez réguliers, on y distingue chez *Columbella rustica* un et chez *Cerithium vulgatum* deux corps pyrénoïdes.

Les phénomènes de la spermiogenèse se produisent suivant deux processus un peu différents :

1° Cas de *Trochus turbinatus* et *mutabilis*, *Zizyphinus striatus et granulatus*, *Patella caerulea* : La chromatine se tasse contre la membrane nucléaire laissant au centre du noyau un espace clair contenant du suc nucléaire. La condensation de la chromatine augmente et gagne peu à peu tout le noyau qui présente encore de-ci de-là des taches plus claires. Il prend enfin un aspect complètement pycnotique. La tête du spermatozoïde est compacte; elle est seulement percée en son centre par le canal du filament chromatique.

2° Cas des autres espèces de Prosobranches étudiées : La chromatine se tasse autour de la membrane nucléaire en formant un anneau. Elle glisse ensuite le long de cette dernière et vient s'accumuler suivant les espèces soit au futur pôle antérieur, soit au futur pôle postérieur du spermatozoïde. Il y a formation d'une coupe de chromatine condensée, celle-ci grandit peu à peu, la calotte de suc nucléaire devenant de plus en plus petite. La tête spermatique prend ainsi petit à petit un aspect entièrement pycnotique. Celle-ci est d'abord arrondie, puis elle s'allonge.

Chez *Columbella* et *Cerithium* les deux corps pyrénoïdes persistent tant qu'il reste un peu de suc nucléaire, ils disparaissent lorsque le noyau est entièrement condensé.

Schitz (**1916**) avait vu chez *Columbella rustica* le corps pyrénoïde ; il l'interprète comme un nucléole et fait dériver de ce dernier le filament chromatique qui, chez Columbella, comme chez les autres Prosobranches, provient comme nous l'avons vu précédemment du centrosome antérieur.

2. — Le Noyau dans la lignée atypique

Dans la lignée atypique, le noyau présente des comportements plus variés que dans la typique.

Nous aurons trois cas à considérer suivant que les spermatozoïdes atypiques se forment après deux divisions de maturation, après une division de maturation ou sans division de maturation.

Spermatozoides atypiques se formant après deux divisions de maturation. — Ce premier cas est celui décrit par Meves (**1903**) chez *Paludina vivipara*. Nous l'avons retrouvé chez *Cerithium vulgatum* et *Bythinia tentaculata*. Schitz (**1920**) dit ne pas avoir trouvé de divisions dans la lignée atypique du Cérithe, mais Kuschakewitsch (**1921**) signale, par contre, deux divisions. Quant à *Bythinia* nous avons déjà expliqué pourquoi nos conclusions ne concordent pas avec celles de Ankel (**1924**).

Les deux divisions atypiques de maturation chez *Bythinia* et *Cerithium* ressemblent à celles décrites par Meves chez la Paludine. Le spermatocyte I jeune possède des blocs de chromatine plus ou moins réguliers, épars dans le suc nucléaire. Ceux-ci régularisent leurs contours et deviennent de petites sphères. La membrane nucléaire disparaît et les sphères de chromatine deviennent libres dans le cytoplasme; elles se gonflent et prennent un aspect vésiculeux. Des fibres fusoriales apparaissent, les vésicules se disposent à l'équateur du fuseau. Ce qui distingue cette figure de division de celle en présence de laquelle nous avions été dans la lignée normale, c'est tout d'abord l'aspect de la chromatine. Elle n'est pas sous forme de chromosomes, mais de vésicules dont le nombre variable ne correspond pas à celui des chromosomes de l'espèce. Le fuseau de la mitose atypique est différent de celui de la typique; il n'y a pas un centrosome à chaque pôle, mais un petit amas de centrosomes. Le plus souvent d'ailleurs les centrosomes ne se trouvent pas aux extrémités du fuseau mais sur le côté de ce dernier. Les mitoses sont anastrales.

Dans le cas de *Bythinia*, à la première division, quatre vésicules vont dans une cellule-fille et le reste de la chromatine dans l'autre. Dans celui de *Cerithium* la répartition est inégale sans que pour cela le nombre des vésicules qui va dans chaque cellule-fille soit absolument constant.

Le noyau ne se reconstitue pas. Le spermatocyte II ne passe pas par une période de repos; la deuxième division suit immédiatement la pre-

mière. De nouvelles fibres fusoriales apparaissent, la seconde mitose se produit : elle consiste en une répartition des vésicules de chromatine entre les cellules-filles. Celle-ci est égale chez *Bythinia tentaculata* et le plus souvent inégale chez *Cerithium vulgatum*.

On se trouve en présence de spermatides contenant des quantités différentes de chromatine. Dans le cas de *Bythinia tentaculata* les vésicules de chromatine se gonflent et disparaissent peu à peu dans le cytoplasme. Le spermatozoïde est, nous semble-t-il, apyrène.

Les processus ne sont pas les mêmes chez *Cerithium vulgatum*. Une vésicule vient se placer au-dessus du faisceau des racines flagellaires lorsqu'il commence à s'enfoncer dans le corps de la spermatide. Tandis que les vésicules éparses dans le cytoplasme disparaissent peu à peu, celle qui se trouve à l'extrémité antérieure du faisceau des racines flagellaires persistera dans le spermatozoïde adulte qui est oligopyrène comme celui de la Paludine. Mais la masse de chromatine persistante est minime; nous n'avons pu la déceler qu'après l'emploi de la réaction de Feulgen complétée, comme nous l'avons indiqué, par un passage rapide au vert lumière.

Spermatozoides atypiques se formant après une division de maturation. — Chez *Conus mediterraneus* nous n'avons trouvé dans la lignée atypique qu'une seule division de maturation.

La chromatine qui dans le spermatocyte I jeune est en petites masses irrégulières, éparses dans le suc nucléaire, régularise peu à peu ses contours et donne de petits blocs sphériques. A ce moment-là, la membrane nucléaire disparaît et les sphères sont libérées dans le cytoplasme où elles prennent un aspect vésiculeux. Des fibres fusoriales apparaissent; les vésicules se portent à l'équateur du fuseau. Elles sont réparties entre les deux cellules-filles. La répartition est inégale, trois ou quatre de celles-ci vont dans une cellule-fille et le reste de la chromatine, environ dix vésicules, dans l'autre. On a ainsi deux sortes de spermatides.

Dans les deux, les vésicules continuent à se gonfler, deviennent de plus en plus claires et disparaissent dans le cytoplasme. Il n'en reste qu'une très grosse, sorte de vacuole entourée d'une écorce de chromatine, qui disparaîtra à son tour; il ne restera que la vacuole qui persitera dans le spermatozoïde mûr.

Chez *Conus*, la réaction de Feulgen donne un résultat négatif. Le spermatozoïde ne possède plus de chromatine démasquable.

Spermatozoides atypiques se formant sans division de maturation. — C'est le cas de la lignée atypique de tous les Prosobranches que nous avons étudiés sauf *Bythinia tentaculata*, *Cerithium vulgatum* et *Conus mediterraneus*. Le processus de dégénérescence de la chromatine est partout le même.

La chromatine qui est en réseau irrégulier dans la spermatogonie atypique et le spermatocyte I jeune se présente un peu plus tard chez ce dernier sous forme de petites masses qui deviennent sphériques; la membrane nucléaire disparaît libérant ainsi les sphères de chromatine, qui se gonflent, deviennent de plus en plus claires et se dissolvent dans le plasma. Dans le spermatozoïde mûr, il est impossible de déceler la moindre trace de chromatine.

Au moment de la dégénérescence de la chromatine, les vésicules peuvent présenter des aspects particuliers comme nous l'avons vu chez *Murex brandaris* et *Murex Edwardsi*, par exemple.

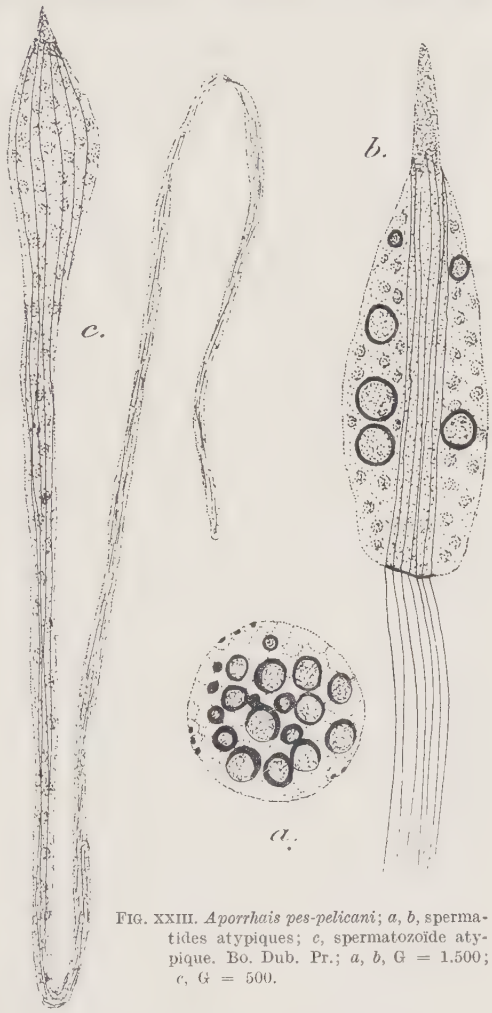


Fig. XXIII. *Aporrhais pes-pelicani*; *a*, *b*, spermatides atypiques; *c*, spermatozoïde atypique. Bo. Dub. Pr.; *a*, *b*, G = 1.500; *c*, G = 500.

La spermatogenèse est dans ce cas uniquement une spermiogenèse.

Les processus de spermatogenèse, qui sont identiques dans les espèces étudiées de cette troisième catégorie, nous conduisent à des produits différents.

Les quatre espèces de *Murex* que nous avons pu observer en sont un exemple. Les spermatocytes I atypiques jeunes sont chez ces quatre types à peu près de même taille; finalement on se trouve en présence

de spermatozoïdes de grandeurs très différentes. Le spermatozoïde de *Murex tarentinus* mesure environ 12 μ, celui de *Murex Edwardsi* 30 μ, celui de *Murex brandaris* 60 μ et de *Murex trunculus* 200 μ.

Une espèce voisine *Aporrhais pes pelicani* possède des spermatozoïdes de 300 μ (fig. XXIII *c*) qui se sont formés après des phénomènes identiques à ceux observés chez *Murex tarentinus* par exemple (fig. XXIII *a*, *b*).

Dans les lignées atypiques des Prosobranches il existe une maladie ou altération de plus en plus grave de la chromatine. Chez *Cerithium vulgatum* et *Bythinia tentaculata*, on trouve deux mitoses qui correspondent probablement aux deux divisions de maturation de la lignée typique, mais elles sont profondément troublées. Il n'existe pas de phénomènes préparatoires à la mitose; il y a formation directe de vésicules de chromatine non comparables aux chromosomes, car elles ne sont pas en nombre constant dans une même espèce. Ces vésicules ne se clivent pas comme les chromosomes et se répartissent inégalement entre les deux cellules-filles.

Dans le cas de *Conus* la perturbation est encore plus importante : il n'y a plus qu'une seule mitose très anormale.

Enfin, chez les autres Prosobranches que nous avons étudiés il n'existe plus de mitoses : le spermatozoïde se forme directement à partir du spermatocyte I.

Dans certains cas, celui de *Murex brandaris*, *Murex trunculus*, *Aporrhais pes pelicani*, par exemple, on se trouve devant le cas exceptionnel d'un énorme accroissement cytoplasmique après disparition du noyau.

CHAPITRE II

Les centrosomes et leurs dérivés

Historique

Meves (**1903**) en étudiant la double spermatogenèse de *Paludina vivipara*, décrit l'évolution et la destinée des centrosomes dans les deux spermatogenèses typique et atypique. Les centrosomes existent d'une manière constante dans la lignée normale. On observe un centrosome à chacun des pôles du fuseau durant les deux mitoses de maturation. Il y a dans la spermatide deux centrosomes unis par une centrodesmose. Le postérieur donne naissance au flagelle caudal.

Les observateurs ultérieurs Kuschakewitsch (**1910-13-14-21**), Schitz (**1916-1920**), Hyman (**1923**), Ankel (**1924**), ont vérifié sur d'autres espèces de Prosobranches l'exactitude des données de Meves.

Meves décrit aussi chez la Paludine le comportement des centrosomes dans la lignée atypique. Les deux centrosomes du spermatocyte I prennent la forme d'une mûre, puis se divisent en petits grains. Un amas de granules va, au cours de la première mitose de maturation, à chacun des pôles du fuseau ; il en est de même à la deuxième division.

Pendant la spermiogenèse, les centrosomes qui se sont réunis à un pôle de la cellule donnent chacun naissance à un flagelle et à une racine flagellaire. Ces dernières forment un faisceau qui traversera de part en part le corps du spermatozoïde.

Reinke (**1911-12-13-14**), Kuschakewitsch (**1910-13-21**), Schitz (**1916-1920**), Fadda (**1923-25**) observent aussi dans les spermatozoïdes atypiques des espèces qu'ils ont étudiées la pulvérisation des deux centrosomes et la production, par chacun des granules formés, d'un flagelle et d'une racine flagellaire.

Stéphan (**1903**) décrit « une baguette dérivée des corpuscules centraux » qui traverse la tête du spermatozoïde de quelques espèces de Prosobranches. « La particularité la plus remarquable du type de spermatogenèse (*Cerithium vulgatum*) que je viens de décrire est que le noyau, la tête du spermatozoïde en voie de développement, est pendant un temps traversée dans toute sa hauteur par les dérivés des corpuscules centraux. »

Retzius (**1903** à **1912**) figure un certain nombre de spermatozoïdes de Prosobranches dont la tête est traversée totalement ou en partie par une baguette intranucléaire.

Schitz (**1916-1920**) signale des baguettes qui traversent la tête des spermatozoïdes de certaines espèces de Prosobranches. Mais chez *Columbella rustica*, par exemple, il les fait dériver d'une vacuole située dans le noyau de la spermatide.

Hyman (**1923**) voit chez *Fasciolaria tulipa* la formation d'un filament axial à partir du centrosome antérieur; plus tard, de la substance mitochondriale entrerait dans le canal intranucléaire et, entourant le filament, lui formerait une sorte de gaine. C'est cet ensemble qui constituerait la baguette intranucléaire.

Nous avons décrit avec Grassé un filament chromatique qui traverse de part en part la tête des spermies et nous avons étudié sa genèse. (Grassé et Tuzet, **1927**, Tuzet **1927**).

1. — Les corpuscules centraux et leurs dérivés dans la lignée typique

L'étude des centrosomes dans la lignée mâle typique des Prosobranches nous a amené à distinguer deux cas :

1er CAS. — Celui-ci existe dans les espèces qui ne possèdent que deux corpuscules centraux, centres cinétiques, durant les mitoses de maturation et qui jouent ensuite le rôle de blépharoplastes pendant la spermiogenèse.

Ce cas est celui des *Murex trunculus, brandaris, Edwardsi, tarentinus* et de *Pisania maculosa.*

Les spermatogonies possèdent, sur le bord du noyau, deux centrosomes qui, au moment de la division, se portent aux pôles du fuseau.

Dans les spermatocytes I et II au repos, on distingue dans le cytoplasme deux centrosomes qui, au moment des mitoses de maturation, se placent à chacune des extrémités du fuseau.

Ils sont situés au stade synapsis dans le plasma au-dessous de l'hétérochromosome, appliqué contre la membrane nucléaire.

La spermatide possède aussi deux centrosomes, qui occupent dans l'élément jeune une place non définie dans le cytoplasme; au commencement de la spermiogenèse, ils émigrent vers le pôle postérieur de la cellule, s'éloignent l'un de l'autre : la centrodesmose qui les unit s'allonge. L'un d'eux vient se placer à la périphérie du noyau, l'autre à la périphérie de la cellule. Le centrosome postérieur donne le flagelle caudal. L'antérieur donne naissance, par un mécanisme que nous avons déjà décrit, à une baguette qui s'allonge peu à peu de façon à traverser de part en part le noyau et que nous avons nommé « filament chromatique ».

Lorsque le noyau de la spermatide s'allonge, le filament chromatique s'étire aussi, mais plus vite, de sorte qu'il se replie sur lui-même en décrivant des spires. Dans le spermatozoïde adulte, il est, le plus souvent, presque rectiligne.

La centrodesmose s'allonge en même temps que le noyau; avec le manchon mitochondrial elle constitue le segment intermédiaire du spermatozoïde.

Dans les espèces de Prosobranches énumérées plus haut, nous n'avons jamais observé de relations entre les centrosomes et les dictyosomes. Nous les avons toujours trouvés parfaitement distincts l'un de l'autre.

2e CAS. — C'est celui des Prosobranches qui présentent trois centro-

somes : les deux décrits dans le cas précédent plus un troisième dérivé centriolaire en relation constante avec l'appareil de Golgi et qui, comme les centrosomes antérieurs des Batraciens et des Céphalopodes (Thesing **1904**), participera à la formation de l'acrosome.

L'idée de corpuscules centraux antérieurs a été émise chez les Batraciens par Niessing (**1897**) : ils formeraient la pointe de l'extrémité antérieure du spermatozoïde.

Platner et Moore (**1893**), Buchner (**1909**), Champy (**1913-1923**) admettent la participation des corpuscules centraux à la formation de l'acrosome.

Grassé (**1929**) décrit chez l'*Alytes* cinq centrosomes donnant naissance à cinq dérivés.

Nous avons déjà (**1929**) étudié l'évolution des centrosomes chez le Cérithe.

Les deux centrosomes libres dans le plasma se comportent comme nous l'avons décrit dans le premier cas; pendant les divisions de maturation et, durant la spermiogenèse, le centrosome postérieur donnera le flagelle caudal et l'antérieur le filament chromatique.

Chez *Cerithium vulgatum* nous avons pu suivre l'évolution du troisième corpuscule central à partir de la spermatogonie. On le rencontre toujours dans la substance chromophobe de l'appareil de Golgi à l'intérieur de l'acrosome de Lenhossek. Nous avons observé sa division en deux au moment des mitoses, chacune des parties formées allant dans une cellule-fille. Enfin, nous avons constaté sa participation à la formation du perforatorium.

Ce corpuscule central antérieur du Cerithe se comporte comme les deux autres corpuscules centraux et donne un dérivé filiforme. Ce cil traversera de part en part l'acrosome. Chez le Cerithe nous avons donc trois corpuscules centraux et trois dérivés centrosomiens : le flagelle caudal, le filament chromatique et le filament intraidiosomien. Ce cas est aussi celui de *Conus mediterraneus*, *Cyclostoma elegans*, *Zizyphinus striatus* et *granulatus*, *Trochus mutabilis* et *turbinatus*, *Patella caerulea*. Nous avons enfin un cas plus simple qui peut servir d'intermédiaire entre les deux précédents : il existe bien trois centrosomes, mais seulement deux dérivés. Les deux centrosomes ordinaires donnent chacun leur dérivé, flagelle caudal et filament chromatique mais le corpuscule central antérieur qui prend part à la formation de l'acrosome ne donne rien. C'est le cas de *Colombella rustica*, *Nassa nitida*.

2. — Les centrosomes et leurs dérivés dans la lignée atypique

Comme pour le noyau, nous aurons à examiner trois cas, suivant que le spermatozoïde atypique se forme après deux divisions, une division ou aucune division de maturation.

1er CAS. — Spermatozoïdes atypiques se formant après deux divisions de maturation.

C'est celui de *Paludina vivipara*, de *Bythinia tentaculata* et de *Cerithium vulgatum*.

Chez *Bythinia* et *Cerithium* le spermatocyte I atypique jeune possède deux centrosomes au sein d'une petite plage archoplasmique. Ceux-ci se divisent en quatre, huit, puis en un plus grand nombre de granules qui forment un amas.

Au moment de la première mitose de maturation, l'amas de centrioles se divise en deux groupes; ils se dirigent vers les extrémités des fibres fusoriales qui viennent de se former. Ceux-ci peuvent se placer aux deux extrémités du fuseau, mais souvent chez *Cerithium* et presque constamment chez *Bythinia* ils n'atteignent pas les pôles du fuseau et on les trouve sur les côtés de ce dernier. Chacun des groupes de centrioles passe dans une cellule-fille.

Le même processus se produit au moment de la deuxième mitose de maturation. Chaque spermatide reçoit un groupe de centrioles. Il se porte à la périphérie de la cellule, s'applique contre la membrane cellulaire, puis glisse le long de celle-ci et se fixe en un point qui sera le pôle postérieur du futur spermatozoïde.

Chaque centriole donne naissance vers l'extérieur à un flagelle et, vers l'intérieur, à ce que les auteurs ont nommé une racine flagellaire. Nous la considérons comme correspondant au filament chromatique que nous avons trouvé dans la lignée typique.

Les racines flagellaires forment un faisceau qui s'enfonce dans le corps de la cellule et le traverse de part en part.

Chez *Cerithium vulgatum* les flagelles persistent dans le spermatozoïde adulte, ils sont au nombre de six, atteignant deux fois environ la longueur du corps. Les racines flagellaires qui s'étaient groupées en faisceau dès leur apparition restent sous cette forme dans le spermatozoïde oligopyrène.

Chez *Bythinia tentaculata*, les courts flagelles qui s'étaient formés ne

persistent pas dans le spermatozoïde adulte; ils régressent, puis disparaissent.

Le faisceau des racines flagellaires se dissocie et ses fibres forment les stries que l'on observe dans le corps du spermatozoïde.

2e Cas. — Spermatozoïdes atypiques se formant après une division de maturation.

Dans le spermatocyte jeune de *Conus mediterraneus* on distingue deux corpuscules centraux, qui se divisent en un certain nombre de granules réunis en amas. Au moment de la mitose, ils se séparent en deux groupes qui se dirigent vers les pôles de la figure de division, mais comme dans le cas de *Cerithium* et de *Bythinia*, on peut trouver les centrosomes soit aux pôles du fuseau, soit en dehors. Un groupe de corpuscules centraux émigre dans chacune des spermatides, se porte à la périphérie de la cellule, puis glisse le long de la membrane cellulaire et se fixe en un point qui sera le pôle postérieur du spermatozoïde.

Chaque centrosome donne naissance à un long flagelle et à une racine flagellaire. Chez *Conus mediterraneus*, les racines flagellaires ne forment pas de faisceau; elles s'enfoncent en divergeant dans le cytoplasme.

Elles persisteront dans le spermatozoïde apyrène, séparées les unes des autres; une seule atteint le pôle antérieur; la plupart des autres s'arrêtent sur le bord de la grosse vacuole. Les flagelles libres, d'abord très longs, régressent et ont tout à fait disparu dans le spermatozoïde adulte.

3e Cas. — Spermatozoïdes atypiques se formant sans divisions de maturation.

Les espèces de Prosobranches entrant dans cette catégorie présentent un comportement des centrosomes à peu près identique. Dans le cytoplasme du spermatoblaste jeune, on trouve deux centrosomes. Ils se divisent et donnent un amas de corpuscules centraux placé près du noyau. Ceux-ci sont dans une zone de protoplasme différencié qui affecte des aspects particuliers. Chez *Columbella rustica*, par exemple, elle est en forme de croissant.

Au moment de la disparition de la membrane nucléaire, lorsque les blocs de chromatine deviennent libres dans le cytoplasme, les centrosomes se portent à la périphérie de la cellule. On peut voir, dans certaines espèces, *Pisania maculosa*, *Murex brandaris*, *Murex trunculus*, partant de ces centrosomes périphériques des fibres astériennes temporaires. On peut considérer cela comme un

essai de formation d'un fuseau de division. Cette tentative de mitose n'a pas de suite.

Les centrosomes viennent se réunir à un pôle de la cellule, le futur pôle postérieur du spermatozoïde. Chaque centrosome donne naissance à un flagelle et à une racine flagellaire. Les racines flagellaires forment un faisceau qui traverse de part en part le corps de la spermatide.

Fig. XXIV *Capulus hungaricus*; *a*, spermatozoïde typique; *b*, spermatozoïde atypique. Bo. Dub. Pr. G = 1.000.

Les flagelles atteignent leur longueur maximum dans la spermatide jeune, ils régressent dans le némasperme pour disparaître totalement dans le spermatozoïde adulte. Le faisceau des racines flagellaires se dissocie et ses fibres séparées forment les stries que l'on observe dans le corps du spermatozoïde.

Nous avons pu suivre chez *Murex Edwardsi* la dissociation du faisceau, celle-ci se fait par étapes. Le faisceau primitif se scinde en quatre faisceaux secondaires, chacun ayant à son extrémité postérieure une petite touffe de flagelles ; ils restent unis par leurs extrémités antérieures. Les fibres de ces derniers se séparent enfin les unes des autres, il y a ainsi formation des stries que l'on observe dans le corps du spermatozoïde.

Les spermatozoïdes atypiques des Prosobranches sont doués de mouvements actifs. Ceux-ci sont dûs aux flagelles libres et aux racines flagellaires.

Von Brünn (**1884**) examine dans l'eau des spermies géantes de Paludine; il les voit s'altérer en se gonflant par places et dans les gonflements vésiculaires ainsi produits, il observe la contraction rythmique des filaments axiles.

Sur le même matériel, Duboscq (**1907**) observe le filament axile qui est un faisceau de douze fibrilles élémentaires, il le voit « se mouvoir à l'intérieur du cytoplasme comme ferait un vermicule parasite qui chercherait à sortir de la cellule hôte ».

Dans les espèces de Prosobranches que nous avons étudiées, l'absence

des flagelles est liée à la dissociation du faisceau des racines flagellaires.

Les spermatozoïdes qui possèdent encore des flagelles *Cerithium vulgatum*, par exemple, présentent des racines flagellaires en faisceau. C'est aussi le cas de la Paludine. Tandis que ceux, dont les flagelles ont regressé, possèdent un faisceau dissocié. C'est le cas de *Theodoxia fluviatilis*, *Cyclostoma elegans*, *Murex trunculus*, *M. brandaris*, *M. Edwardsi*, *tarentinus*, c'est aussi celui de *Capulus hungaricus* dont nous n'avons pu observer que les spermatozoïdes adultes (fig. XXIV), etc. *Conus mediterraneus* se rattache à ce dernier cas, mais les racines flagellaires n'ont jamais formé de faisceau.

Conclusions

1° Pendant la spermiogenèse typique des Prosobranches, le centrosome antérieur donne, comme nous l'avons vu, un dérivé qui traverse le noyau de part en part. Nous l'avons comparé à une sorte de flagelle antérieur et appelé filament chromatique.

Ce filament se trouve dans toutes les espèces de Prosobranches que nous avons étudiées .

Nous l'avons aussi retrouvé chez la Paludine où les auteurs ne l'avaient jamais signalé (fig. 363, 364, 365, Pl. VIII).

2° Certaines espèces de Prosobranches possèdent un centrosome antérieur qui se trouve dans la substance chromophobe de l'appareil de Golgi. Il prend part à la formation de l'acrosome.

Ce centrosome donne, chez *Cerithium vulgatum* par exemple, un dérivé qui traverse l'acrosome de part en part.

3° Dans la lignée atypique, il se produit un morcellement remarquable des centrosomes. Ces derniers, après s'être portés à la périphérie de la spermatide se réunissent à son pôle postérieur et donnent deux dérivés : un flagelle et une racine flagellaire homologue du filament chromatique. Celles-ci, sauf chez *Conus mediterraneus*, forment un faisceau qui traverse de part en part le corps de la cellule.

Ces racines flagellaires demeurent sous forme de faisceau chez *Cerithium vulgatum*. Chez d'autres espèces, *Murex trunculus*, par exemple, les racines flagellaires s'écartent les unes des autres formant une sorte de nasse que l'on observe dans le corps du spermatozoïde. Cette nasse ressemble à l'axostyle gonflé de certaines *Trichonymphines*, en particulier à celui des *Spirotrichonympha* étudiées par Duboscq et Grassé (**1927**). Chez *Lophomonas blattarum*, on trouve un faisceau de fibrilles; chaque

élément provient d'un grain basal, tout comme dans le cas des racines flagellaires du *Murex*. Celles-ci se contractent rythmiquement à l'intérieur du plasma comme les axostyles et la comparaison a d'ailleurs été faite, dès 1907, par Duboscq à propos des spermatozoïdes géants de la Paludine.

CHAPITRE III

Les constituants cytoplasmiques

État actuel du problème

Pendant les vingt-cinq années qui viennent de s'écouler un grand nombre d'observateurs ont étudié les constituants cytoplasmiques des cellules animales. Une partie des recherches a porté sur les constituants des éléments séminaux.

A l'heure actuelle en ce qui concerne la spermatogenèse, trois interprétations principales de l'appareil de Golgi se trouvent en présence : l'interprétation classique, celle de Voinov et celle de Parat.

a) Thèse classique. — En 1906, Sjöwall imprègne dans les cellules séminales de la Souris des bâtonnets accolés à l'idiozome qu'il interprète comme étant l'appareil de Golgi.

Perroncito (**1910**) émet sur l'appareil de Golgi des cellules germinales mâles, un ensemble de notions qui sont à la base de l'interprétation classique de celui-ci.

Ses études ont porté sur *Paludina vivipara* et sur des Mammifères (Cobaye, Lapin, Rat, Chien, Chat). Il emploie les techniques d'imprégnations. Dans le spermatocyte I atypique de la Paludine, il observe un système de filaments extrêmement fins, qui, à mesure que l'élément croît, tendent à se disposer de préférence suivant le grand axe de la cellule ; ces éléments sont les chondriosomes de Meves. A côté de ce système, on trouve des filaments plus robustes étroitement enlacés et richement anastomosés, c'est l'appareil réticulaire de Golgi; il occupe la portion interne du protoplasme située dans le voisinage du noyau. Dans toute la portion de la cellule occupée par l'appareil de Golgi, le protoplasme présente une différenciation spéciale, c'est l'idiozome des auteurs.

Au moment de la première division de maturation atypique, l'appareil de Golgi se fragmente graduellement en segments ayant la forme de bâtonnets arqués égaux entre eux. Perroncito donne à ces formations

le nom, actuellement classique, de *dictyosomes*. Les dictyosomes se mettent sur un unique plan et prennent une disposition très semblable à celle du monaster de la karyokinèse; cette figure est de durée très courte : elle est suivie d'une autre qui a une certaine ressemblance avec celle de la plaque équatoriale. Ensuite les dictyosomes se disposent en deux amas qui s'éloignent l'un de l'autre, vont se placer aux pôles opposés de la cellule; et donnent ainsi l'appareil réticulaire de chacune des cellules-filles.

Perroncito donne à ce phénomène le nom de *dictyokinèse*.

Dans le spermatocyte II atypique l'appareil de Golgi se trouve d'ordinaire à l'état de dictyosomes divisés. Les chondriosomes se présentent, ou bien épars dans le protoplasme, ou bien en séries linéaires irrégulièrement disposées. Dans la spermatide jeune les dictyosomes sont encore libres ce n'est que lentement qu'ils se rapprochent les uns des autres et que, par des anastomoses progressives, ils reconstituent l'appareil réticulaire. Dans la spermatide plus âgée, le petit faisceau des chondriosomes de Meves se dispose pour constituer l'axe de la cellule. L'appareil réticulaire de Golgi est situé dans le protoplasme à l'endroit le plus dilaté de l'élément, et les mitochondres de Benda se maintiennent, sans se modifier, dans la portion la plus périphérique du protoplasme. A mesure que la spermatide évolue, le faisceau axial des chondriosomes de Meves va graduellement en s'allongeant et en s'amincissant. L'appareil de Golgi se tient, tant qu'elle existe, dans l'expansion postérieure du corps du némasperme en se décomposant dans certains cas en dictyosomes présentant l'aspect de bâtonnets arqués, d'anneaux, de disques. Cette décomposition a toujours lieu quand l'expansion terminale du némasperme est sur le point de disparaître. Les mitochondres de Benda s'alignent en stries transversales ou plus probablement se disposent sur une ligne hélicoïdale. Plus tard, ils se réunissent pour constituer un filament hélicoïdal à tours rapprochés.

Dans le spermatozoïde oligopyrène, Perroncito observe les dictyosomes, difficilement démontrables, dans l'espace compris entre les chondriosomes de Meves et les mitochondres de Benda. A l'extrémité caudale du corps du némasperme seulement, on peut encore démontrer clairement un ou plusieurs petits corps provenant de l'appareil réticulaire; ils se colorent élégamment *in vivo* avec le bleu brillant de crésyl et avec le rouge neutre; les némaspermes vermiformes de la Paludine soumis à ce procédé sont même caractéristiques; ils présentent de vifs mouve-

ments et portent dans leur corps les formations colorées. Le capuchon connu qui recouvre ou qui constitue la tête du némasperme, se colore électivement avec toutes les réactions qui servent à mettre l'appareil réticulaire en évidence.

Perroncito étudie ensuite les éléments de la lignée eupyrène de la Paludine. Dans le spermatocyte I, l'appareil réticulaire interne est représenté par un petit anneau ou par une petite corbeille de trois ou quatre filaments entrelacés et anastomosés. Dans ces mêmes éléments, on met en évidence des granules et de courts fialements qui sont les chondriosomes de Meves.

Avant la mitose, l'appareil de Golgi se divise en dictyosomes qui, par le même processus que dans la lignée atypique, se divisent en deux groupes qui se portent aux deux pôles de la cellule.

Dans le spermatocyte II, la reconstitution de l'appareil réticulaire est très fugace. La spermatide contient, outre le noyau et le centrosome, deux catégories de formations; avant tout, au pôle opposé à celui d'où part le filament caudal, on peut mettre en évidence un petit anneau ou une formation réticulaire très petite et simple; à mesure que la spermatide se transforme en némasperme cette formation décrit un demi-tour autour du noyau pour se placer dans l'expansion protoplasmique du némasperme non mûr. On observe ensuite quatre ou cinq formations sphériques situées autour du filament caudal.

La situation finale et le mode de comportement de l'appareil de Golgi de la petite spermatide sont, pour Perroncito, exactement les mêmes que ceux de l'appareil réticulaire dans le grand némasperme. Il est plus difficile de dire quelle part revient aux chondriosomes de Meves et aux miotchondries de Benda. La disposition en sphères, puis en manchon proviendrait des mitochondries de Benda. Resterait encore à établir la provenance du filament spiro-hélicoïdal de la tête.

Dans le petit némasperme on colore comme dans le némasperme oligopyrène la partie antérieure de la tête après emploi de la méthode de Kopsch.

Après avoir étudié rapidement les mammifères et y avoir trouvé les mêmes constituants que chez la Paludine, Perroncito écrit : « *Il n'y a aucun doute que l'appareil de Golgi ne soit une formation distincte des formations mitochondriales chez la Paludine et chez les mammifères. Il s'agit d'appareils qui ont une évolution propre et distincte.* »

L'appareil de Golgi se forme avec la cellule et conserve durant toute

la vie de l'élément son individualité et sa physionomie caractéristique. *Au moment de la division, il forme des segments égaux qui se divisent en deux parties dont chacune constitue l'appareil de Golgi d'une des cellules-filles.*

On ne peut rien dire de précis touchant la composition chimique des filaments réticulaires, dit-il. « Je rappellerai la coloration en noir, tardive avec l'acide osmique et action successive de l'alcool et la coloration vitale de ses *résidus* dans le némasperme par le rouge neutre. »

Après Perroncito, des auteurs ont décrit dans les cellules séminales, un appareil de Golgi constitué par des dictyosomes et indépendant du chondriome.

Bowen (**1920**) dit que les dictyosomes sont composés de deux parties, une en bâtonnet ou en calotte chromatique (substance chromophile), accolée à l'autre, en gouttelette incolore (substance chromophobe). Au cours de la spermiogenèse les dictyosomes se fusionnent et forment l'idiozome d'où dérivera l'acrosome.

Bronté-Gatenby et ses collaborateurs Brambell, Woodger étudient les composants cytoplasmiques des éléments mâles. Gatenby (**1919**) reprend l'étude de la Paludine. Il trouve, comme Perroncito, deux formations distinctes : l'appareil de Golgi et le chondriome. Il ne trouve à aucun stade le réticulum discontinu de Golgi décrit par Perroncito ; il observe toujours des dictyosomes. Il identifie ce que Perroncito appelle les chondriosomes de Meves aux mitochondries ordinaires et pense que les mitochondries de Benda ne sont pas de vraies mitochondries, mais des corps chimiquement frères des vraies mitochondries.

Hirschler (**1913** à **29**) et ses collaborateurs Hirschlerowa (**1928**), Monné (**1928**) reconnaissent dans les cellules germinales mâles l'indépendance de l'appareil de Golgi et du chondriome. Ces deux constituants cytoplasmiques sont également distincts d'un troisième, le vacuome.

b) Thèse de Voïnov. — Voïnov avait commencé par se rallier à la thèse classique de l'appareil de Golgi. Il reconnaissait l'indépendance du vacuome et des dictyosomes non colorables *in vivo*. Il repoussait aussi l'idée d'une assimilation des dictyosomes avec le chondriome. « Aucun autre élément plus que les éléments sexuels mâles, où le chondriome et les dictyosomes participent à la formation de deux régions si différentes du spermatozoïde, ne met mieux en évidence l'erreur d'une pareille assimilation », dit-il.

Actuellement, Voïnov (**1928-1929**), soutient qu'en réalité dictyosomes

et appareil de Golgi n'ont aucune liaison directe entre eux. L'appareil réticulaire interne de Golgi-Cajal se présente, pour lui, comme un système de filaments anastomosés en un réseau entourant le noyau. On peut affirmer qu'il s'agit d'un constituant cellulaire.

Depuis 1906 et 1911, on a réussi à imprégner avec des sels d'argent et avec l'acide osmique des éléments nommés improprement dictyosomes par Perroncito. C'est à cause de leur affinité commune pour le nitrate d'argent et l'acide osmique que ces deux éléments ont été désormais confondus. La nature différente de ces deux organites se manifeste pour Voïnov dans leur mode de développement et tout ce qu'on connaît de leur comportement plaide en faveur de leur nature distincte.

L'appareil de Golgi paraît rester inerte pendant la vie cellulaire. Les dictyosomes, au contraire, sont les plus actifs des constituants cellulaires; ce sont eux qui élaborent les différents produits de la cellule. Pour la désignation de ces nouveaux constituants cellulaires, il propose le terme d'*ergastoblastes* qui rappelle la fonction dont ils sont dotés : « Les ergastoblastes sont de véritables constituants cellulaires. Cela constitue la preuve la plus évidente à l'appui de l'affirmation que depuis vingt ans au moins, l'on ignore ou l'on confond deux constituants cellulaires différents : appareil réticulaire interne de Golgi et ergastoblaste. »

Il étudie les ergastoblastes dans les cellules glandulaires (glandes salivaires d'escargot) et les cellules nerveuses (cellules du cerveau d'Hélix). Il constate que les ergastoblastes se multiplient par division et élaborent du mucus dans le cas des glandes salivaires et des substances lipoïdes dans celui des cellules nerveuses.

c) Thèse de Parat. — A côté de l'interprétation classique de l'appareil de Golgi on trouve l'interprétation de Parat.

La théorie de Parat se fonde sur la présence dans les cellules animales d'un vacuome colorable par le rouge neutre, vacuome mis en évidence dans les cellules végétales par Dangeard et Guilliermond. Parat ne reconnaît pas à l'appareil de Golgi (dictyosomes) une existence autonome. Il serait, en réalité, constitué par du chondriome et du vacuome.

Le vacuome est généralement localisé à une zone qu'il appelle zone de Golgi, zone qui doit son existence et sa caractéristique aux éléments vacuolaires.

Les dictyosomes classiques des auteurs seraient formés par l'association de vacuoles et d'une partie du chondriome. Le chondriome présente pour Parat et ses collaborateurs Painlevé et Gambier (1929)

deux catégories d'éléments, les lépidochondriosomes ou lépidosomes et les chondriosomes ordinaires.

Parat vient de donner le nom de chondriome actif à ce chondriome de la zone de Golgi homologue, pour lui, des lépidosomes des cellules sexuelles. Ce chondriome actif se colorerait, sur le vivant, plus difficilement, par le vert Janus, que le chondriome ordinaire ce qui, pour Parat, le rapproche des lépidosomes des cellules sexuelles.

Pour combattre l'interprétation classique de l'appareil de Golgi, des cellules séminales, Parat revient aux recherches fondamentales de Perroncito.

Une telle confrontation, dit-il, ne peut manquer de faire ressortir la complexité des appareils que Perroncito décrit. Tous les idiozomes qu'il a représentés possèdent environ deux ou trois fois plus d'éléments que les idiozomes décrits par ses successeurs; il rencontre souvent un réseau à mailles fermées que Gatenby a considéré comme un artefact.

Parat examine ensuite un certain nombre de schémas et de figures de Perroncito (**1910**). Dans les fig. 2-5, fig. 21, pl. I; fig. 39, pl. II, il trouve que celui-ci a réuni sous la dénomination commune de dictyosomes des corps arqués qui sont indiscutablement des lépidosomes et des anneaux répartis entre les lépidosomes.

L'imprégnation élective des anneaux ne ferait point de doute dans la figure 64, planche III.

Parat souligne aussi que Perroncito observe à l'extrémité caudale du corps du némasperme oligopyrène un ou plusieurs petits corps provenant de l'appareil réticulaire, qui se colorent *in vivo* par le bleu brillant de crésyl et le rouge neutre.

Au cours de nos études sur les Prosobranches, nous n'avons pas trouvé d'appareil de Golgi sous forme de réseau. Nous l'avons toujours observé comme constitué par des dictyosomes à substances chromophile et chromophobe. La chromophile, en bâtonnets, fers à cheval ou anneaux plus ou moins ouverts, est constamment accolée à la chromophobe.

Dans la lignée oligopyrène de la Paludine, nous trouvons, comme Perroncito, un idiozome comprenant de nombreux dictyosomes (fig. 366, pl. XI).

Mais dans la lignée typique, Perroncito parle dans le spermatocyte I *d'un appareil réticulaire simple représenté par un petit anneau ou par une petite corbeille de trois ou quatre filaments.* Ceux que nous observons sont formés par trois ou quatre dictyosomes (fig. 361, pl. XI).

Parat s'appuie sur la figure 64, planche III de Perroncito pour démontrer que ce dernier a réuni sous la dénomination commune de dictyosomes des lépidosomes et des anneaux répartis entre les lépidosomes.

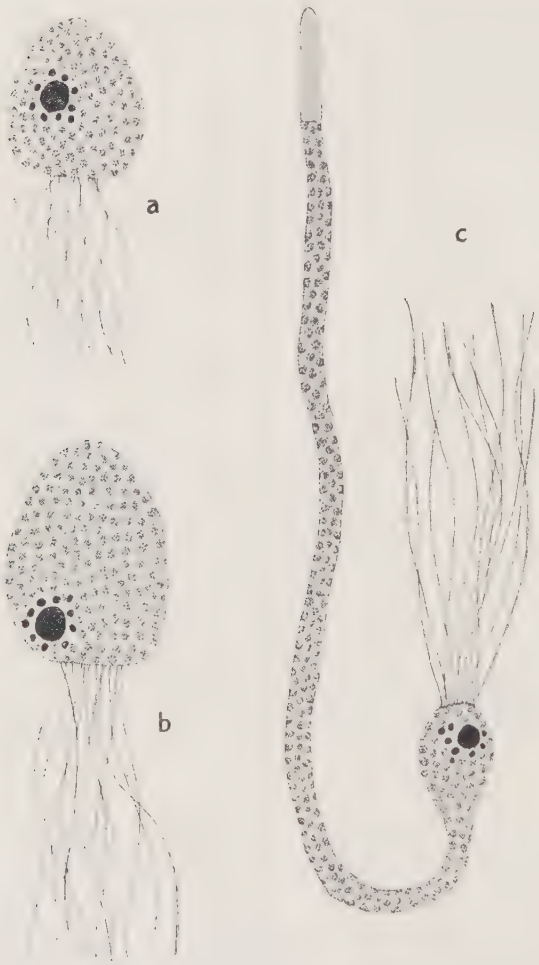


Fig. xxv. *Paludina vivipara.* Coloration vitale par le rouge neutre; *a*, *b*, spermatides atypiques, G = 1.000; *c*, spermatozoïde atypique, G = 500.

Or, il se trouve justement que la figure 64, planche III représente un spermatocyte I de la lignée typique de la Paludine après traitement par la méthode de Golgi à l'acide arsénieux. Si on examine les figures 77, 78, 79, planche III de Perroncito qui représentent des éléments de la lignée typique (spermatides) traités par la même méthode de Golgi, on constate que ce qui est indubitablement imprégné ce sont uniquement les sphères mitochondriales et le segment intermédiaire. Dans la figure 64, ce sont aussi les mitochondries du spermatocyte I qui sont imprégnées, ce ne sont ni les dictyosomes ni les vacuoles. Ces mitochondries granuleuses réunies en amas sont identiques à celles que nous avons observées dans les lignées typiques des espèces de Prosobranches que nous avons étudiées et aussi dans la Paludine (fig. 361, pl. XI). Dans le voisinage de cet amas mitochondrial nous avons pu mettre en évidence un appareil de Golgi composé de deux, quatre, six ou huit dictyosomes suivant les espèces.

Les petits corps colorables par le rouge neutre et le bleu brillant de

crésyl, observés par PERRONCITO à l'extrémité caudale du corps du némasperme représentent un reliquat de Golgi entouré de quelques vacuoles (fig. XXV *a*, *b*, *c*). Le résidu est de plus grande taille que les vacuoles.

Il y a chez *Paludina vivipara* comme chez *Murex trunculus*, par exemple, formation d'un acrosome qui, comme l'a soupçonné PERRONCITO, recouvre la tête du némasperme (fig. 371, 372, 373, 374, pl. XI).

Les observations que nous avons faites sur les constituants cytoplasmiques des lignées typiques et atypiques des Prosobranches sont en accord avec l'interprétation classique de l'appareil de Golgi.

Nous avons trouvé dans les éléments séminaux trois catégories de constituants cytoplasmiques : les dictyosomes, le chondriome, le vacuome, auxquels nous ajoutons les tégosomes.

1. — Appareil de Golgi, mitochondries, vacuome

Nous n'avons jamais coloré les dictyosomes des éléments mâles typiques des Prosobranches, ni par le rouge neutre, ni par le vert Janus. Mais à l'intérieur de la substance chromophobe de l'appareil de Golgi nous colorons, par le rouge neutre une sphérule qui participe à la formation de l'acrosome. Ce grain n'est autre que l'acrosome de LENHOSSEK (1897). A l'intérieur de ce dernier se trouve, lorsqu'il existe, le centrosome antérieur.

On peut distinguer deux périodes dans l'évolution de l'appareil de Golgi de la lignée typique.

La première va de la spermatogonie à la spermatide et comprend les périodes d'accroissement et de maturation, la seconde comprend la spermiogenèse.

Durant la première période, nous avons toujours observé un appareil de Golgi formé par des dictyosomes. Nous avons pu voir de nombreux dictyosomes en train de se diviser par étirement suivi d'étranglement. Durant les mitoses de maturation, nous avons constaté, comme PERRONCITO, que l'appareil de Golgi est le premier à donner le signe de la division cellulaire; les premières phases de la dictyokinèse s'accomplissent alors que le noyau est encore au repos.

Chez *Pisania* nous avons, avant le commencement de la première division, huit dictyosomes; quatre vont dans chacune des cellules-

filles ; il en est de même chez *Columbella rustica* et chez *Cerithium vulgatum*, des quatre dictyosomes, deux vont dans chacun des spermatocytes II.

D'une manière générale, nous avons observé une répartition égale des dictyosomes mais, dans quelques cas, chez *Bythinia tentaculata*, par exemple, elle est inégale. Le spermatocyte I possède trois dictyosomes : deux vont dans une cellule-fille et un seul dans l'autre. Mais souvent avant la première mitose un des trois dictyosomes se divise pour en constituer un quatrième.

Pendant sa seconde période d'évolution, l'appareil de Golgi forme l'acrosome et un résidu de Golgi. La spermatide jeune possède un nombre de dictyosomes variable selon les espèces. Ceux-ci se soudent et constituent un idiozome formé par un anneau plus ou moins ouvert de substance chromophile et par de la substance chromophobe interne. A l'intérieur de l'idiozome se trouve l'acrosome de Lenhossek, colorable par le rouge neutre, tandis que l'idiozome lui-même n'est colorable ni par le rouge neutre, ni par le vert Janus (fig. 383, 386, 392, pl. XII).

On peut chez les Prosobranches que nous avons étudiés, distinguer quatre types d'acrosomes.

Le premier type est représenté par *Murex trunculus*, *M. brandaris*, *M. Edwardsi*, *M. tarentinus* et *Pisania maculosa* : l'acrosome est constitué par l'acrosome de Lenhossek et par une petite partie de substance golgienne. On peut suivre l'évolution de l'acrosome de Lenhossek à partir du spermatocyte I.

Deuxième type : *Columbella rustica*, *Nassa nitida*, *Bythinia tentaculata* et *Theodoxia fluviatilis :* le perforatorium est formé par l'acrosome de Lenhossek contenant le centriole antérieur et par une petite partie de substance golgienne.

Troisième type : *Zizyphinus striatus* et *granulatus*, *Trochus turbinatus* et *mutabilis* et *Patella caerulea :* l'acrosome est formé par l'acrosome de Lenhossek contenant le centriole antérieur et un filament intra-acrosomien dérivé du centrosome antérieur (fig. 376, 377, pl. XII). Il n'y a pas ici de substance idiozomique. L'idiozome après formation de l'acrosome est rejeté dans sa totalité.

Quatrième type : *Cerithium vulgatum*, *Conus mediterraneus*, *Cyclostoma elegans :* l'acrosome est formé par l'acrosome de Lenhossek contenant le centriole antérieur, par le cil intra-acrosomien dérivé du centrosome antérieur et par une petite partie de substance idiozomique (fig. 386-387, pl. XII.) Nous avons pu, chez le Cérithe, suivre l'évolu-

tion de l'acrosome de Lenhossek et du centriole antérieur durant toute la spermatogenèse. Après la formation de l'acrosome le résidu de Golgi se détache de ce dernier; il descend le long de la tête et sera rejeté avec la larme du cytoplasme résiduel. Après la formation de l'acrosome le résidu de Golgi est colorable par le rouge neutre.

Dans la lignée atypique des Prosobranches l'appareil de Golgi présente une évolution semblable à celle que nous avons observée dans la lignée typique.

Dans le cas des espèces possédant des mitoses de maturation atypique, *Cerithium vulgatum*, *Bythinia tentaculata*, *Conus mediterraneus* les dictyosomes se divisent par dictyokinèse avant que celles-ci se produisent et, chacun des dictyosomes ainsi formé va dans une des cellules-filles.

Chez *Cerithium*, *Bythinia*, *Conus* nous avons des appareils de Golgi composés d'un très petit nombre de dictyosomes, tandis que chez *Paludina*, qui appartient à la même catégorie, Perroncito, Bronté, Gatenby et nous-même avons observé des appareils de Golgi composés d'un grand nombre de dictyosomes. Mais on peut faire remarquer que la taille des éléments des espèces que nous avons étudiées est bien plus petite que celle de ceux de la Paludine. De plus, comme nous l'avons déjà dit, des règles générales semblent impossibles à formuler dans les lignées atypiques.

Nous avons pu, dans certaines espèces, *Cerithium vulgatum*, *Murex trunculus* par exemple, suivre pas à pas pendant la spermiogenèse atypique l'évolution de l'appareil de Golgi.

Nous avons déjà indiqué comment, dans ces deux espèces, les dictyosomes viennent se placer au-dessus du faisceau des racines flagellaires qui commence à s'enfoncer dans le corps de la cellule. Directement au-dessus des racines flagellaires chez *Murex trunculus* ou séparé de celles-ci par la petite masse de chromatine qui les coiffe chez *Cerithium vulgatum*.

Les dictyosomes se soudent et l'idiozome sécrète alors une formation que nous avons homologuée à l'acrosome de la lignée typique. Après sa constitution le résidu de Golgi se détache et se colore à partir de ce moment par le rouge neutre.

Contrairement à ce qui se passe dans la spermiogenèse typique, il ne sera pas rejeté, car il n'y a pas ici expulsion d'un reliquat cytoplasmique. On le trouvera vers le pôle postérieur du spermatozoïde.

Ce cas est aussi celui de *Paludina vivipara*, l'acrosome se forme au-

dessus de la petite masse de chromatine qui persiste (fig. 367, 368, 369, 370, pl. XI). Mais chez la Paludine l'acrosome est très labile. C'est un petit capuchon qui se trouve au-dessus de la minime masse de chromatine que conserve le spermatozoïde (fig. 371, 372, 373, 374, pl. XI).

Le capuchon est probablement celui qu'a imprégné PERRONCITO.

Nous avons observé dans les lignées typiques et atypiques des Prosobranches un chondriome distinct des dictyosomes.

On peut observer sur le vivant les mitochondries; elles se présentent dans les spermatocytes I et II, par exemple sous forme de granules épars dans le cytoplasme ou réunis en amas.

Nous avons constamment coloré le chondriome par le vert Janus B. Nous n'avons jamais pu distinguer qu'une seule catégorie de chondriome (fig. 384, 385, pl. XII.)

Comme PERRONCITO, nous admettons donc « qu'appareil réticulaire de Golgi et mitochondries sont des formations distinctes qui peuvent exister en même temps dans la cellule ».

Dans la lignée typique des Prosobranches, les spermatogonies présentent généralement des granules mitochondriaux réunis en amas dans le voisinage des dictyosomes. Au moment de la dernière mitose spermatogoniale chez *Cerithium vulgatum*, par exemple, ils se mettent bout à bout et donnent des bâtonnets qui sont répartis entre les deux cellules-filles. Dans d'autres espèces, *Columbella rustica*, ce sont les granules qui sont distribués entre les deux spermatocytes I. Celui-ci possède le plus souvent des mitochondries en grains, ceux-ci sont généralement plus gros que ceux de la spermatogonie. Chez *Columbella rustica* il se produit pendant l'évolution du spermatocyte I, un énorme accroissement des mitochondries qui deviennent plus nombreuses et plus volumineuses.

Au moment de la première mitose de maturation chez *Cerithium*, *Bythinia*, *Conus*, etc., les grains mitochondriaux se mettent bout à bout et forment de courts bâtonnets, puis de longs filaments flexueux qui seront répartis entre les deux cellules-filles. Ceux-ci se résolvent à nouveau en granules dans le spermatocyte II, mais ils sont plus gros que ceux du spermatocyte I. Il y a ici une véritable évolution du chondriome. Au moment de la seconde mitose de maturation, il y a généralement formation à nouveau de cordons qui sont distribués entre les spermatides.

L'évolution du chondriome est identique dans les espèces de Prosobranches étudiées, c'est seulement la masse de celui-ci qui varie, énorme

chez *Columbella*, beaucoup moins importante dans d'autres espèces.

La spermatide jeune possède un chondriome redevenu granuleux. Les grains se soudent les uns avec les autres et donnent des sphères mitochondriales. Généralement la formation de ces dernières se fait en deux temps. Il y a d'abord constitution d'un certain nombre de sphères : huit ou dix chez *Cerithium*, dix chez *Columbella*, six ou huit chez *Theodoxia*, etc. Elles se soudent ensuite deux à deux pour donner des sphères deux fois moins nombreuses, mais de volume double. Elles se réunissent et forment une couronne au pôle postérieur de la spermatide. La fusion se continue; on a d'abord deux masses situées de part et d'autre de la centrodesmose qui unit les deux centrosomes postérieurs, puis un manchon mitochondrial qui constitue le segment intermédiaire du spermatozoïde.

Tout le chondriome de la spermatide sert à former les sphères mitochondriales.

Les espèces possédant des divisions de maturation dans la lignée atypique : *Cerithium*, *Bythinia*, *Conus* ont une évolution du chondriome qui se rapproche de celle de la lignée typique. Les granules mitochondriaux au moment des mitoses, se mettent bout à bout, se soudent et donnent des filaments plus ou moins longs et plus ou moins flexueux qui sont répartis entre les cellules-filles. Dans les espèces qui ne possèdent pas de division de maturation les mitochondries du spermatoblaste sont sous forme de granules ou de cordons qui forment des figures très caractéristiques, boucles, anneaux.

Au cours de la spermiogenèse atypique les granules mitochondriaux n'ont pas exactement la même destinée dans les diverses espèces. Dans certains cas, ils se disposent sur tout le corps du spermatozoïde de façon à former un revêtement, un manteau ou bien ils se localisent vers l'extrémité antérieure du spermatozoïde et se disposent le long des fibres dissociées du faisceau des racines flagellaires.

Les mitochondries du manteau de *Paludina vivipara*, mitochondries de Benda, constituent un filament spiral qui s'enroule autour du corps du némasperme (fig. 372, pl. XI). Cet aspect est transitoire, dans le spermatozoïde adulte, les mitochondries redeviennent granuleuses et forment le manteau proprement dit.

Dans la spermatogenèse atypique comme dans la typique il se produit une véritable évolution du chondriome.

Perroncito et Artom émettent l'hypothèse que les mitochondries, qui constituent le manteau de *Paludina*, proviennent de la dégénéres-

cence de la chromatine. Si cette opinion peut se soutenir pour la Paludine, il n'en est pas de même pour *Murex trunculus* qui possède les spermatozoïdes atypiques dont la taille, se rapproche de ceux de la Paludine. Chez *M. trunculus* il n'y a pas de mitochondries du manteau; les grains mitochondriaux du spermatoblaste, sans augmenter sensiblement de nombre ni de taille, se disposent le long de la partie antérieure des fibres dissociées du faisceau des racines flagellaires.

Dans les lignées mâles typiques et atypiques des Prosobranches, nous avons observé, outre les dictyosomes et le chondriome, un troisième constituant cytoplasmique : le vacuome. Nous l'avons toujours trouvé parfaitement distinct et des dictyosomes et du chondriome. Nous avons vu les vacuoles sur le vivant sans aucune coloration préalable et nous les avons colorées vitalement par le rouge neutre.

Un certain nombre d'espèces nous ont montré, à côté des vacuoles colorables par le rouge neutre, les dictyosomes bien visibles quoique non colorés (fig. 383, 391, pl. XII).

Dans les spermatocytes typiques de premier et de deuxième ordre, on observe de petites vacuoles éparses dans le cytoplasme ou réunies en amas dans le voisinage ou non de l'appareil de Golgi. Elles sont moins nombreuses dans le spermatocyte II que dans le spermatocyte I. Dans les spermatides il ne reste généralement plus de vacuoles. Lorsqu'il en persiste une ou deux très petites elles sont éliminées avec la larme de cytoplasme résiduel.

Dans la lignée atypique, le vacuome est plus important que dans la typique. On observe des vacuoles nombreuses et le plus souvent de grande taille réunies en amas dans le corps du spermatoblaste. Dans le némasperme elles se portent vers le pôle postérieur et l'on peut voir au milieu d'elles le résidu de Golgi qui se présente comme une inclusion de plus grande taille (fig. XXV *a*, *b*, *c*).

Le cas de *Conus* est un peu particulier (fig. 389, pl. XII); nous n'y reviendrons pas ici en détail, l'ayant étudié plus haut.

Nos observations ayant été faites uniquement sur les éléments séminaux des Prosobranches, nous ne prétendons pas généraliser les résultats que nous avons obtenus et les étendre par exemple aux cellules somatiques, ni même à toutes les cellules germinales. Car, si chez les Prosobranches, par exemple, nous n'avons jamais coloré les dictyosomes par le vert Janus, il n'en est pas de même chez les Pulmones; Bronté-Gatenby, Karpova, Avel les ont colorés par le vert Janus chez *Helix*

et nous-même avons coloré par le vert Janus ceux de *Tubularia mesembryanthemum* (1929).

Cependant nous pensons qu'il ne faut pas attacher une importance exagérée aux colorations vitales, car leur action peut varier avec les conditions des expériences. Ceci a été démontré pour le bleu de méthylène, par exemple, par Mathilda Moldenhauser Brook (**1927**) sur les cellules de *Valonia*.

Nous nous bornons à appeler Golgi ce qui se colore dans la spermatogenèse par les méthodes de Golgi, c'est-à-dire par l'osmium et l'argent, autrement dit les dictyosomes. C'est le parti qu'a pris Duesberg (**1920**).

Dans les spermatogonies de l'*Opossum*, il observe deux sortes de corps imprégnés par le formol-urane : les mitochondries et un corps plus volumineux, aplati à un pôle du noyau. « Quoiqu'il n'y ait pas ici de réseau, dit-il, je ne doute pas qu'il s'agisse de l'appareil de Golgi car, la preuve que la méthode est appliquée avec succès est qu'il y a un beau réseau dans les cellules interstitielles. »

La façon de voir de Duesberg a d'autant plus de portée que cet auteur était d'abord peu favorable à l'interprétation de Perroncito. En effet en 1912, il écrivait : « Pour moi, l'identité entre le réseau des cellules nerveuses et les éléments de Golgi des autres cellules n'est aucunement démontrée. Je conclus que l'appareil réticulaire n'est pas un organite spécial de la cellule, mais simplement le résultat de l'imprégnation par l'argent de différentes formations et parfois peut-être, des artefacts ».

II. — Les tégosomes

Outre les dictyosomes, le chondriome, le vacuome, nous avons décrit avec Grassé (**1929**), une quatrième catégorie de constituants cytoplasmiques, dans les cellules séminales des Prosobranches, les tégosomes. Ceux-ci avaient été déjà vus par Koltzoff (**1906-08**). La tête des spermies possède, pour celui-ci en plus de l'acrosome et des centrioles, des organites intra et périnucléaires qui contribuent à lui donner sa forme et jouent le rôle de squelette céphalique. Koltzoff reconnaît dans ce dernier deux sortes d'éléments : 1° un fil spiral ou rectiligne qui n'est autre que le filament chromatique (Grassé et Tuzet, **1927**); 2° des spires irrégulières ou des grains appliqués sur le noyau. Cette deuxième catégorie est constituée par les tégosomes.

Sur le frais, la coloration des tégosomes s'obtient par la solution

alcoolique de Soudan III; le mélange de Biondi colore sur le vivant les tégosomes et le filament chromatique en rose vif, les mitochondries et parfois l'idiozome et son reliquat en rose pâle, le noyau en vert clair (fig. 378, 379, 381, 382, 391, 392, pl. XII).

Dans la spermatide, après fixation osmique, la fuchsine acide d'Altmann colore les tégosomes. La technique de Ciaccio, celle de Smith-Dietrich mettent en évidence les tégosomes, mais aussi les mitochondries et les dictyosomes. Quelle que soit la fixation, la laque ferrique ne montre jamais les tégosomes. Toutes les réactions positives sont celles des organites de nature lipoïde.

Nous avons observé les tégosomes dans la lignée typique d'un certain nombre des espèces de Prosobranches que nous avons étudiées. Chez *Theodoxia fluviatilis* on voit dans le spermatocyte I des écailles, des demi-lunes qui bossellent la périphérie du noyau : ce sont les tégosomes. On observe les mêmes formations dans le spermatocyte II. Elles sont généralement plus grosses et moins nombreuses. Elles affectent la même disposition dans la jeune spermatide; pendant que celle-ci évolue, les tégosomes restent appliqués contre le noyau; ils forment souvent des anneaux périnucléaires mais cet état est fugace.

Chez *Murex trunculus*, *M. brandaris*, *M. Edwardsi*, *M. tarentinus*, *Nassa nitida*, *Pisania maculosa*, *Cyclostoma elegans*, *Conus mediterraneus*, *Columbella rustica*, on observe les tégosomes sous le même aspect que chez *Theodoxia*, mais nous n'avons pas trouvé dans ces espèces les formations en anneaux. Par contre, chez *Murex trunculus*, à un stade avancé on a l'impression que les tégosomes se soudent entre eux et forment des bâtonnets appliqués en biais sur le noyau. Dans le spermatozoïde presque mûr, la fusion s'accentue et aboutit, chez certaines espèces (*Pisania*, *Murex*) à la formation d'un filament spiral périnucléaire.

Dans le spermatozoïde mûr les filaments doivent perdre leur individualité et former un revêtement continu et très mince à la tête du gamète.

Nous ne confondons les tégosomes ni avec le chondriome, ni avec les dictyosomes, ni avec le vacuome dont nous connaissons la structure, les réactions microchimiques et l'évolution.

Les mitochondries ne s'appliquent pas contre le noyau; elles prennent le vert Janus. Pendant la spermiogenèse elles donnent les chondriosphères qui passent, en entier, dans le segment intermédiaire.

Le rouge neutre, le bleu brillant de crésyl, colorent des vacuoles ainsi que l'acrosome de Lenhossek. Les dictyosomes ne paraissent pas avoir

de rapports immédiats avec les tégosomes. Leur évolution est différente Ils forment l'écorce de l'idiozome puis après avoir participé à la formation de l'acrosome ils sont rejetés avec le reliquat cytoplasmique.

On ne doit pas confondre les tégosomes avec les grains de précipité qui se forment fréquemment sur la tête des spermatozoïdes, après coloration à la fuchsine acide, ni avec les plis transversaux ou obliques que fait apparaître la torsion des éléments, ni avec des gouttelettes de plasma périphérique.

Dans les spermatocytes I et II de *Murex trunculus*, de *Thedoxia fluviatilis* par exemple, certains réactifs ordinairement considérés comme caractéristiques des lipoïdes : Soudan III sur le frais, Ciaccio, Smith-Dietrich, acide osmique prolongé sans autre fixation préalable montrent, contre la membrane nucléaire et en dehors de celle-ci, un encroûtement.

Ce n'est peut-être pas la membrane nucléaire qui s'imprègne car on voit en dehors du noyau des épaississements en écailles, point de départ des futurs tégosomes. Il se peut que l'interprétation de Hirschler (**1925**) soit exacte. Il y aurait, au cours de la spermatogenèse, sortie des lipoïdes qui donnent naissance aux tégosomes. Mais nous n'avons pas assisté à la sortie de ces corps.

Il paraît impossible d'attribuer aux tégosomes un rôle de soutien. Nous croyons que leur dissolution aboutit à la formation d'un revêtement lipoïde, qui a d'ailleurs été découvert chez les mammifères par Popa (**1929**) au moyen du Soudan III et dont le rôle physiologique nous échappe.

CHAPITRE IV

La polymégalie et les spermies couplées

I. — La polymégalie

Nous avons déjà signalé dans deux des espèces de Prosobranches que nous avons étudiées *Patella coerulea* et *Bythinia tentaculata*, la présence de spermatozoïdes typiques de diverses tailles et nous avons rapproché ce phénomène de celui qui avait été déjà décrit par divers auteurs et auquel Bowen (**1922**) avait donné le nom de polymégalie.

En **1902**, Gruvel signale, chez la Balane, des spermatozoïdes plus grands que les normaux et émet l'hypothèse qu'ils doivent servir à la fécondation d'individus éloignés.

Bouin et Ancel (**1903-05-20-22-25**) trouvent une double spermatogenèse et deux sortes de spermatozoïdes chez *Scutigera coleoptrata* et *Scolopendra cingulata*.

Chez *Scutigera coleoptrata* les deux spermatogenèses ont lieu à deux endroits différents de la grande génitale. Une aboutit à l'édification de spermies géantes et se passe dans les ampoules testiculaires ou macrotestis; l'autre aboutit à l'édification de spermies naines et se réalise dans la région proximale des canaux excréteurs ou microtestis.

Dans le cas de *Scolopendra cingulata*, les deux sortes de spermatozoïdes se trouvent dans la même logette testiculaire. Toutes les spermatogonies sont identiques. La première différence entre les deux lignées spermatogenétiques se manifeste au cours du développement des spermatocytes I. Les uns deviennent très volumineux, les autres atteignent un volume beaucoup moins considérable, à peine le tiers ou le quart des premiers. Les deux spermatocytes subissent les mitoses de réduction. On a deux sortes de spermatides qui diffèrent par leur taille, leur volume et leur colorabilité. On arrive à deux sortes de spermatozoïdes semblables mais de taille différente.

Voïnov (**1903**) décrit deux spermatogenèses chez *Cybister Roselii*, mais l'une se produit l'hiver et l'autre l'été.

Faust (**1913**) signale des différences de taille entre les spermatozoïdes mûrs d'*Anasa tristis*; celles-ci sont d'ailleurs minimes.

Montgomery (**1910-1911**) trouve un dimégalisme des spermies chez l'Hémiptère *Euchistus*. Enfin Bowen (**1922**) signale une différence de taille entre les spermatozoïdes dans la famille des *Pentatomidae* et a donné à ce phénomène le nom de polymégalie.

Comme nous l'avons dit plus haut, nous avons observé de la polymégalie chez *Patella caerulea* et *Bythinia tentaculata*.

Nous avons trouvé chez *Patella caerulea* deux tailles de spermatozoïdes. Les grands sont beaucoup moins nombreux que les normaux.

Le dimorphisme remonte au stade spermatogonial, il y a des spermatogonies normales et des spermatogonies géantes.

Chez *Bythinia tentaculata* la polymégalie est bien plus nettement accusée. Il y a toutes les tailles de spermatozoïdes comprises entre 7 μ 7 et 1 μ 5 (Acrosome + tête).

Kemnitz (**1914**), Ankel (**1924**) avaient décrit chez *Bythinia* l'un, deux, l'autre, trois tailles de spermatozoïdes. Ankel donne les spermatozoïdes les plus gros et les plus petits comme constituant une lignée

atypique. Nous avons déjà dit pourquoi nous n'avions pu admettre cette façon de voir.

Les spermatozoïdes décrits comme atypiques chez *Fasciolaria tulipa*, HYMAN (**1923**), appartiennent probablement à la lignée typique; mais *Fasciolaria* comme *Bythinia* doit présenter de la polymégalie.

On peut tout d'abord se demander à quoi est due cette différence de taille présentée par les spermatozoïdes.

Pour BLACKMANN, MONTGOMERY, le dimorphisme des spermies serait le résultat d'une nutrition plus intense au niveau des grosses spermies. BOUIN ne pense pas que chez la Scolopendre les conditions nutritives aient une action déterminante sur leur croissance inégale.

FAUST dit que la polymégalie est due au chromosome accessoire. Ceci ne peut être applicable à *Bythinia*, car il y a polymégalie sans hétérochromosome, tandis qu'un certain nombre d'espèces de Prosobranches qui ont des chromosomes accessoires ne présentent pas de polymégalie.

Ces spermatozoïdes de diverses tailles prennent-ils part à la fécondation ?

GRUVEL ne semble pas en douter puisque pour lui, les spermatozoïdes géants des Balanes doivent servir à la fécondation d'individus éloignés.

BOUIN, MONTGOMERY pensent que les deux sortes de spermatozoïdes sont utilisées dans la fécondation.

Les spermatozoïdes polymégaliques ne peuvent pas être comparés, comme le fait BOUIN, aux spermatozoïdes des lignées atypiques des Prosobranches. Ce qui le montre bien c'est le cas de *Bythinia* dans lequel nous avons, à côté de la lignée typique qui présente une polymégalie intense, une lignée atypique qui aboutit à la formation de spermatozoïdes apyrènes.

Les observateurs se sont demandés à quoi aboutissait, au point de vue de l'hérédité, la fécondation des œufs par ces spermatozoïdes de tailles si diverses. L'œuf ne reçoit pas la même quantité de substance, que va-t-il advenir ?

Dans les mitoses de diverses tailles le nombre de chromosomes est le même; BOWEN trouve qu'ils sont de même taille; chez *Bythinia* les chromosomes de la plus petite génération de spermies sont tout de même plus petits que ceux de la plus grosse.

Dans les gros noyaux, il y a plus de suc nucléaire que dans les petits; ils sont moins condensés que ces derniers.

La masse des constituants cytoplasmiques est plus grande dans la grosse lignée que dans la plus petite.

Nous avons observé une spermiogenèse normale, identique pour toutes les tailles de spermatides. On a des spermatozoïdes absolument semblables; il n'y a que la taille qui varie.

Pour Bouin, les spermatozoïdes de diverses grandeurs joueraient dans la détermination du sexe; les petits donneraient des mâles et les gros des femelles. Cette hypothèse cadre avec le cas de *Scolopendra* qui ne possède que deux sortes de spermatozoïdes.

Chez *Bythinia*, quoi qu'il y ait plus de deux catégories de spermies, on peut aussi émettre l'hypothèse que ces spermatozoïdes de diverses tailles jouent dans la détermination du sexe en appliquant à ce cas les théories de Goldschmidt, d'Hartmann et de leurs écoles. La détermination du sexe apparaît à ces auteurs comme relevant de processus quantitatifs. Tous les individus possèdent les potentialités des deux sexes. Il s'effectue une série de réactions marchant à des vitesses déterminées et d'où résulte finalement la détermination mâle où femelle des gonades et du soma.

La fécondation par les spermatozoïdes de diverses tailles, de *Bythinia*, pourrait conduire à la formation d'individus intersexués qui à partir du point de virage iraient dans le sens d'un sexe ou de l'autre, ce point de virage étant atteint plus ou moins précocement selon la taille de la spermie. Le sexe dépendant finalement de processus d'ordre quantitatif.

II. — Les spermies couplées

Bataillon (Ch.) (**1920**) décrit dans la lignée typique de *Turitella communis* des spermatozoïdes toujours couplés deux à deux.

« La seule hypothèse, dit-il, capable de rendre compte d'un aspect aussi constant est celle d'une évolution jumelée, dès l'origine, des spermatides. »

Dans la lignée atypique des Prosobranches Schitz (**1920**) signale des spermatocytes et des spermatides bivalents chez *Murex trunculus*.

Dans les espèces de Prosobranches que nous avons étudiées, nous avons observé dans un certain nombre d'entre elles des spermies couplées plus ou moins fréquentes.

Chez *Zizyphinus granulatus* et *striatus*, *Trochus turbinatus* et *mutabilis*, *Patella caerulea*, nous avons toujours rencontré des spermatides et des spermatozoïdes isolés. Nous avons fait la même observation chez *Theodoxia fluviatilis* et *Bythinia tentaculata*.

Dans les autres espèces étudiées : *Cerithium vulgatum*, *Pisania maculosa*, *Nassa nitida*, *Conus mediterraneus*, *Columbella rustica*, *Murex trunculus*, *M. brandaris*, *M. Edwardsi*, *M. tarentinus* nous avons observé des spermies couplées plus ou moins nombreuses.

On trouve des spermatides jeunes possédant deux noyaux distincts contenus dans une même masse cytoplasmique. A chacun de ceux-ci correspond deux centrosomes qui se placent, l'un contre le noyau, l'autre contre la membrane cellulaire, chacun donne naissance à son dérivé. Le proximal au filament chromatique, le distal au flagelle caudal. Dans l'unique masse cytoplasmique chaque noyau spermatique se développe comme s'il était seul (fig. XXVI *a*).

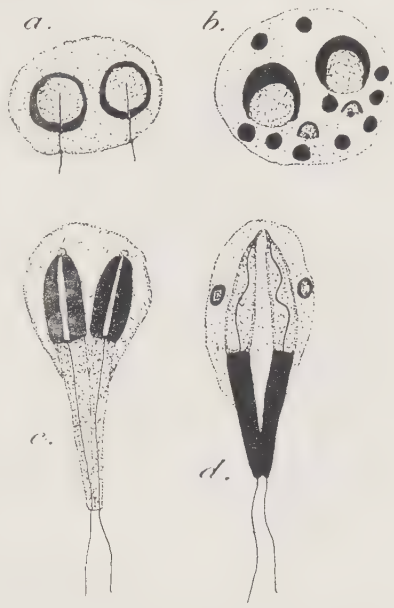


FIG. XXVI. *a*, spermatides de *Murex brandaris*. Bo. Dub. Pr. G = 2.500; *b*, spermatides de *Cerithium vulgatum* Grassé, G = 2.500; *c*, spermatides de *Columbella rustica*, Bo. Dub. Pr. G = 2.000; *d*, spermatidesde *Murex trunculus*, Grassé, G = 2.500

Les composants cytoplasmiques sont aussi en nombre double dans le cas des spermies couplées. Si on considère des spermatides jeunes couplées de *Cerithium vulgatum* (fig. XXVI *b*) on trouve dans l'unique masse cytoplasmique deux noyaux. Dans le voisinage de chacun d'eux, il y a un appareil de Golgi formé par de la substance chromophile arquée qui entoure la chromophobe. Sur le bord libre de cette dernière se trouve le centrosome antérieur qui se trouve comme nous l'avons vu à l'intérieur de l'acrosome de LENHOSSEK. On compte enfin dix grosses sphères mitochondriales, c'est-à-dire le double du nombre de sphères que l'on observe dans le cas d'une spermatide isolée. L'évolution des spermatides se poursuit, celles-ci restant toujours couplées.

Si on observe des spermatides plus âgées (fig. XXVI *c*), les deux noyaux sont toujours distincts, mais ils se sont rapprochés et sont côte à côte; les segments intermédiaires distincts se sont aussi rapprochés et peuvent même avoir l'air soudés. Les deux flagelles caudaux sont distincts, il en est de même pour les acrosomes (fig. XXVI *d*)

mais ils peuvent converger l'un vers l'autre. Il y a deux résidus de Golgi.

Le couplage des métaspermes s'observe pendant une grande partie de la spermiogenèse, mais nous n'avons jamais vu dans les espèces que nous avons étudiées de spermatozoïdes adultes couplés. La séparation se fait avant la maturité des spermatozoïdes. Les couples non constants sont transitoires; ils sont dissociés au moment de la fécondation.

Nous avons étudié les éléments spermatiques de *Turitella communis* afin d'observer les spermies couplées. Dans cette espèce, le couplage des spermies est, en effet, beaucoup plus fréquent que dans celles précédemment étudiées, mais nous croyons pouvoir affirmer qu'il n'est pas constant. Nous avons observé de nombreuses spermatides qui poursuivent isolément leur développement.

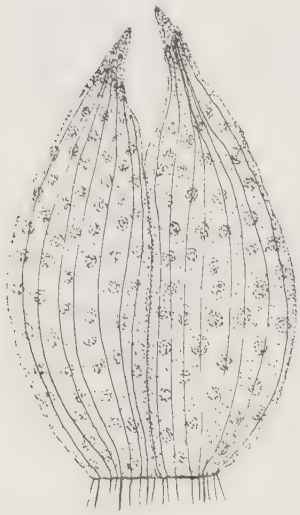


Fig. XXVII. *Columbella rustica*, spermatides atypiques. Bo. Dub. Pr. G = 2.000.

Dans le cas des spermies couplées, à la télophase de la deuxième division maturatrice, l'étranglement plasmatique se dessine, mais ne dure pas, on se trouve en présence d'une masse cytoplasmique unique et binuclée. C'est à partir de cet élément double que va se dérouler le processus de la spermatogenèse.

Schitz signale chez *Murex trunculus* des spermatocytes et des spermatides bivalents. Nous avons trouvé dans la lignée atypique de certaines des espèces que nous avons observées des éléments bivalents.

Nous avons trouvé chez *Murex brandaris*, par exemple, des spermatides atypiques possédant deux faisceaux de racines flagellaires unis aux deux extrémités antérieures et postérieures (fig. 400, pl. XI). On aurait pu croire uniquement à un dédoublement du faisceau, mais la taille de cet élément est plus grande que celle des spermies atypiques normales au même stade.

Chez *Columbella rustica* nous avons observé des spermatides âgées couplées (fig. XXVII). Les deux extrémités postérieures des spermatides sont soudées, mais les deux extrémités antérieures sont libres.

Dans toutes les espèces de Prosobranches à spermatozoïdes atypiques nombreux, *Murex trunculus*, *M. brandaris*, *M. Edwardsi*, *Colum-*

bella rustica, *Aporrhais pes pelicani*, etc., nous avons rencontré des spermies atypiques couplées. Elles sont toujours rares et doivent, comme dans le cas de la lignée typique, se séparer secondairement, car nous n'avons jamais observé que des spermatozoïdes atypiques isolés.

CHAPITRE V

Le Spermatozoïde atypique

Généralités

Nous avons distingué, dans les espèces de Prosobranches que nous avons étudiées, deux sortes de spermatozoïdes atypiques des spermatozoïdes oligopyrènes et des apyrènes.

Les oligopyrènes sont représentés par ceux de *Paludina vivipara* et de *Cerithium vulgatum*. Ils se forment après deux divisions de maturation. La chromatine se dissout dans le cytoplasme, sauf une petite parcelle qui vient se placer au-dessus de l'extrémité antérieure du faisceau des racines flagellaires et au-dessus de laquelle se trouve l'acrosome. Les mitochondries forment un manteau à la surface du corps et les flagelles, très longs, persistent. Après la formation de l'acrosome le résidu de Golgi n'est pas éliminé, on le retrouve à la partie postérieure du spermatozoïde.

Les spermatozoïdes oligopyrènes de *Paludina* et de *Cerithium* sont de taille et de physionomie très différentes. Celui de *Paludina* est bien plus grand que celui de *Cerithium* et tandis que le premier est vermiforme, le second est conique. Son acrosome est très effilé, tandis que celui de la Paludine a la forme d'un petit capuchon. Enfin les flagelles sont relativement bien plus longs chez le Cérithe que chez la Paludine.

Parmi les spermatozoïdes apyrènes, nous distinguons d'abord celui de *Bythinia tentaculata* que nous croyons être dépourvu de chromatine sans pour cela l'affirmer. Il se forme après deux divisions de maturation. Il a cependant la physionomie d'un spermatozoïde apyrène. Il est allongé avec l'acrosome à son extrémité antérieure; le faisceau des racines flagellaires est dissocié; les fibres forment des stries à la surface du corps les flagelles ont disparu.

Le spermatozoïde de *Conus mediterraneus* est apyrène. Il se forme après une division de maturation. Les racines flagellaires sont dissociées, mais ici il n'y a jamais eu formation de faisceau. Dès le début de leur

croissance, les fibres se sont enfoncées séparément dans le cytoplasme. Enfin, il reste à l'intérieur du corps une vacuole, qui persiste après la disparition de la dernière trace de chromatine.

Les autres spermatozoïdes apyrènes se forment sans divisions, directement à partir du spermatocyte atypique. Ils ne présentent pas de trace de chromatine visible, ni de flagelles à l'état adulte. Le faisceau des racines flagellaires s'est dissocié et ses fibres forment les stries que l'on observe à la surface du corps. Ils possèdent à leur extrémité antérieure un acrosome plus ou moins effilé. Les mitochondries forment un revêtement « un manteau » où sont disposées le long des extrémités antérieures des fibres dissociées du faisceau des racines flagellaires. Le résidu de Golgi se trouve vers le pôle postérieur du spermatozoïde.

Les spermatozoïdes apyrènes que nous avons étudiés ont une structure presque identique mais ils présentent dans les diverses espèces des différences de taille considérables, tandis que les typiques sont à peu près égaux.

Le spermatozoïde apyrène de *Murex tarentinus* mesure 12 μ, celui de *Murex trunculus* 200 μ et celui d'*Aporrhais pes pelicani* 300 μ.

Les cellules souches de ces divers spermatozoïdes sont à peu près de même taille, le mécanisme de dégénérescence de la chromatine est identique, mais tandis que pour deux espèces il y a un énorme accroissement cytoplasmique, cet accroissement ne se produit pas dans la troisième espèce.

Les spermatozoïdes atypiques se meuvent assez vivement.

Dans le cas des oligopyrènes *Paludina vivipara* et *Cerithium vulgatum* qui sont pourvus d'un important faisceau de flagelles, la progression est due à ceux-ci, mais pour une part seulement, car on a remarqué depuis longtemps [von Brünn (**1884**)], que le faisceau des racines flagellaires se contracte rythmiquement à l'intérieur du corps du spermatozoïde de la Paludine en provoquant la torsion de ce dernier. Duboscq (**1907**) observe aussi les ondes de contraction du faisceau des racines flagellaires.

Les spermatozoïdes apyrènes ne possèdent plus de flagelles, mais ils se meuvent tout de même; leur mouvement est dû aux contractions des fibres dissociées du faisceau des racines flagellaires qui se sont écartées les unes des autres en formant une sorte de nasse qui ressemble à l'axostyle de certaines Trichonymphines. Chaque fibrille se contracte rythmiquement à l'intérieur du plasma comme les axostyles. La comparaison a d'ailleurs été faite dès 1907 par Duboscq à propos de la Paludine.

L'existence d'une double forme de spermatozoïdes a été aussi constatée et étudiée chez les Papillons où le fait est classique. Meves (**1903**) décrit dans le même mémoire les spermatozoïdes oligopyrènes de la Paludine et les spermatozoïdes apyrènes de *Pygœra*. Ceux-ci se forment aussi après deux divisions de maturation, mais toute trace de chromatine disparaît : ils sont apyrènes. Ces spermatozoïdes se présentent en cystes.

Voïnov (**1903**) trouve chez plusieurs espèces de papillons appartenant aux genres *Colias*, *Papilio*, *Macroglossa* et *Vanessa* une double spermatogenèse.

Goldschmidt (**1916-20**) étudie sur *Lymantria dispar* le dimorphisme des produits génitaux mâles. Pour lui, celui-ci serait lié, chez cette espèce, à certains phénomènes dégénératifs principalement observables chez les formes intersexuées.

I. — Action des agents physiques et chimiques sur le spermatozoïde atypique

Artom (**1922-1923**) a fait une série d'expériences dans lesquelles il étudie l'action des rayons de Röntgen et l'influence du froid et du chaud sur les spermatozoïdes oligopyrènes de la Paludine. Il trouve que ceux-ci sont plus sensibles au radium que les éléments de la spermatogenèse normale. La radiosensibilité varie avec la température.

Nous avons étudié l'action de la température sur le sperme de *Murex brandaris*. Les spermatozoïdes atypiques résistent à une température de 35°; tandis qu'à partir de 40° ils sont tous morts, les typiques se meuvent encore.

Si on fait agir sur du sperme de *Murex brandaris* par exemple une solution de bleu de méthylène dans l'eau de mer, les spermatozoïdes atypiques ne résistent pas à une concentration de 1/1000 tandis que les typiques sont encore vivants aux concentrations de 2/1000 et même de 1/100.

Si on mélange à de l'eau de mer contenant du sperme 1/4 d'eau de mer saturée de chloroforme, les atypiques meurent tandis que les typiques résistent. Ces derniers peuvent supporter sans être immobilisés des concentrations de 1/2, 3/4, d'eau de mer saturée de chloroforme.

Nous avons donc trouvé comme Artom que les éléments de la spermatogenèse normalesont bien plus résistants à l'action des agents physiques et chimiques que ceux de la lignée atypique.

II. — Origine et rôle des spermatozoïdes atypiques

Pour les premiers observateurs, von Brunn (**1894**), Brock (**1887**) Koehler (**1888**), les spermatozoïdes atypiques des Prosobranches représentaient les ovules produits par la glande génitale des types hermaphrodites. Ils n'interviendraient en aucune manière dans la fécondation.

Meves (**1903**) dit que les spermatozoïdes oligopyrènes de la Paludine et de *Pygœra* sont incapables de féconder les œufs, mais il pense qu'ils ne sont tout de même pas sans fonction. Popoff (**1907**), trouve chez la Paludine des spermatozoïdes atypiques dans l'oviducte, mais ceux-ci dégénéreraient avant les typiques. Lams (**1910**) ne trouve pas de spermatozoïde atypique dans l'œuf de *Murex*. Kuschakewitsch (**1910**) opère la fécondation expérimentale chez *Aporrhais pes pelicani* il observe la pénétration des spermatozoïdes typiques, mais jamais celle des atypiques. Il a cependant observé une fois un atypique dans un œuf, il s'y trouve comme un corps étranger puis il est expulsé.

R. Hertwig (**1912**) émet l'opinion que les spermatozoïdes oligopyrène et apyrène donneraient, au moment de la fécondation, des mâles, les eupyrènes des femelles. Cette hypothèse n'est pas acceptable, car il y a déjà chez les Prosobranches avec l'hétérochromosome un mécanisme qui joue dans la détermination des sexes.

Reinke (**1914**) compare les spermatozoïdes apyrènes de *Strombus bituberculatus* aux cellules nourricières de *Littorina* et pense que les apyrènes servent à nourrir les eupyrènes pendant le séjour des spermatozoïdes dans la vésicule séminale de la femelle.

Artom (**1914**) observe dans la Paludine des spermatocytes ayant deux noyaux dans une unique masse de cytoplasme. Il pense que ceux-ci sont, peut-être, l'origine des spermatozoïdes géants. Hyman (**1923-1925**) trouve chez *Fasciolaria tulipa* des spermatozoïdes atypiques semblables aux typiques. Nous avons déjà dit pourquoi : nous pensons que ceci n'est autre chose qu'un phénomène de polymégalie. Sur le cas de *Fasciolaria*, Hyman émet la théorie de la fécondation partielle de certains œufs par les spermatozoïdes atypiques, fécondation qui donnerait les œufs nourriciers.

Pour Fadda (**1923-1924**) les spermatozoïdes atypiques de *Murex trunculus* sont des éléments spéciaux qui ont conservé des caractères féminins. Lors de la fécondation, ils servent au transport des typiques. Fadda pense qu'ils ont, après, un rôle nutritif.

Ankel (**1924**) base toute une théorie sur l'origine et le rôle des atypiques sur le cas de *Bythinia tentaculata*. Or nous avons vu comment, chez *Bythinia*, ce qu'il avait pris pour une lignée atypique n'est autre qu'une lignée typique polymégalique, tandis qu'il existe des spermatozoïdes atypiques bien caractérisés. Chez *Scala* et *Janthina* dans lesquels il décrit des spermatozoïdes atypiques, il observe, comme Fadda, la fixation des spermatozoïdes typiques sur le corps des atypiques. Pour lui, les séries atypiques de *Scala* et de *Janthina*, commencent avec des gonocytes qui ont, au point de vue morphologique, des caractères d'œuf manifestés. L'apparition d'un développement atypique dans le testicule des Prosobranches serait l'expression jusqu'à un certain degré d'une tendance qui y existerait vers la féminité.

Gutherz (**1926**) pense que les spermies atypiques sont dues dans la plupart des cas à des phénomènes dégénératifs. Chez les Mollusques, certains cas de dimorphisme seraient dus à une accélération de la spermatogenèse. Pour expliquer comment les phénomènes dégénératifs peuvent entraîner un accroissement de formations cellulaires, Gutherz fait intervenir la théorie du pathologiste Carl Weigert qui admet que souvent la dégénérescence se traduit par des formations cellulaires en excès.

Portmann (**1926**) tâche de démontrer que les spermatozoïdes atypiques de *Buccinum*, *Murex*, *Purpura* fécondent les œufs. La fécondation par les atypiques donnerait les œufs nourriciers que mangeront les véligères.

Dans ce travail, nous ne nous sommes pas occupés d'une façon particulière du rôle que peuvent jouer les spermatozoïdes atypiques des Prosobranches. Il nous semble cependant que la plupart des hypothèses émises actuellement pour expliquer leur rôle sont difficilement acceptables.

Nous avons fixé des œufs de *Cerithium vulgatum* tout de suite après la ponte, nous avons observé de nombreuses figures de divisions qui nous ont permis de compter dans un grand nombre de cas les chromosomes. Nous avons toujours trouvé le nombre diploïde caractéristique de l'espèce soit trente-deux chromosomes. Tous les œufs que nous avons examinés avaient donc été fécondés par des spermatozoïdes typiques.

Nous avons aussi fait de la fécondation artificielle sur les œufs de *Theodoxia fluviatilis*. Nous avons vu les atypiques se fixer à la surface des œufs par leur extrémité effilée ; ils sont, dans cette position, animés de mouvements pendulaires. Nous n'avons jamais vu la pénétration d'un

spermatozoïde atypique, tandis que nous avons observé celle des spermatozoïdes typiques.

Dans certaines espèces possédant des atypiques nombreux, *Cerithium vulgatum*, par exemple, il n'y a pas d'œufs nourriciers. L'hypothèse de Portmann ne s'applique donc qu'à certains cas.

D'après ces deux observations et en constatant que le nombre et la taille des atypiques est très variable dans des espèces voisines à côté de la ressemblance des spermatozoïdes typiques on est en droit de se demander quel rôle les atypiques peuvent jouer et même s'ils en ont un.

III. — Comparaison entre les spermatozoïdes typiques et les spermatozoïdes atypiques

Au point de vue nucléaire, il y a une grande différence entre les spermatozoïdes des lignées typique et atypique des Prosobranches.

Les spermatozoïdes oligopyrènes de *Cerithium* et de *Paludina* possèdent encore une petite masse de chromatine condensée que l'on peut rapprocher de la tête du spermatozoïde typique, cette tête serait de taille minime. Mais dans le cas des spermatozoïdes apyrènes, il n'y a plus de trace de chromatine discernable.

Les centrosomes que nous avons rencontrés, dans la lignée typique, au nombre de trois dans les cas les plus complexes sont bien plus nombreux dans la lignée atypique. Les deux centrosomes du spermatocyte I se sont fragmentés en un amas de centrioles.

Chaque centrosome donne naissance à un flagelle, comparable au flagelle caudal du spermatozoïde typique et à une racine flagellaire comparable au filament chromatique.

Les flagelles caudaux persistent dans les spermatozoïdes oligopyrènes; dans les apyrènes, *Murex trunculus* par exemple, les flagelles disparaissent. Les racines flagellaires s'écartent les unes des autres formant une sorte de nasse. Elles se contractent rythmiquement. Cette contraction permet au spermatozoïde, dépourvu de flagelle caudal, de se mouvoir. Cette propriété rapproche les racines flagellaires du filament chromatique car la tête des spermatozoïdes typiques présente des contractions qui rappellent beaucoup celles du spermatozoïde apyrène, celles-ci servant dans les deux cas à la progression des spermies qui s'accomplit, l'acrosome en avant.

Pendant la spermiogenèse atypique le comportement des consti-

tuants cytoplasmiques est comparable à celui que nous avons observé dans la lignée typique. Les dictyosomes donnent naissance à un acrosome et à un résidu de Golgi. Dans la lignée typique l'acrosome se forme au contact de l'extrémité antérieure du filament chromatique, il en est de même dans la lignée atypique, car nous venons de voir que les racines flagellaires peuvent être considérées comme les homologues du filament chromatique.

Les racines flagellaires, comme le filament chromatique, s'allongent, coiffées par l'acrosome. Les mitochondries chez *Columbella rustica*, *Murex trunculus*, *M. brandaris*, *M. Edwardsi*, *M. tarentinus* placées à l'extrémité antérieure des racines flagellaires, ébauchent une sorte de segment intermédiaire.

La différence la plus profonde entre le spermatozoïde atypique et le normal, c'est la minime quantité de chromatine ou son absence totale, la pulvérisation des centrosomes et, dans le cas de *Murex trunculus*, *Aporrhais pes pelicani*, *Paludina vivipara* par exemple, l'énorme accroissement du cytoplasme. Ce sont des cas exceptionnels d'accroissement cytoplasmique après disparition du noyau; de plus, il n'y a pas de rejet cytoplasmique. Le résidu de Golgi demeure dans le spermatozoïde adulte.

L'accroissement cytoplasmique n'est d'ailleurs pas une règle générale puisque nous avons pu observer chez les *Murex* les spermatozoïdes atypiques de *Murex trunculus* qui mesurent 200 μ et ceux de *Murex tarentinus* qui en ont 12.

CONCLUSIONS

Notre étude sur la double spermatogenèse des Gastéropodes Prosobranches nous a permis de montrer que :

1° Dans le spermatozoïde typique, on observe un filament qui traverse de part en part la tête de la spermie. Il se développe à partir du centrosome proximal du groupe centriolaire postérieur. Nous l'avons homologué à cause de son origine, de ses propriétés morphologiques et physiologiques à une sorte de flagelle antérieur intranucléaire.

2° Dans les éléments spermatiques dès le stade spermatogonie, il existe un corpuscule colorable par le rouge neutre et la fuchsine acide, probablement sécrété par les dictyosomes; il correspond à l'acrosome de Lenhossek et participe à la formation du perforatorium qui est un complexe composé ordinairement de l'acrosome de Lenhossek et d'une

substance peu colorable provenant de la portion chromophobe des dictyosomes qui prennent ainsi part à sa formation.

3° Dans certains cas, on met en évidence un centrosome antérieur, dans l'acrosome de LENHOSSEK. Chez *Cerithium vulgatum* par exemple, on voit ce centriole donner naissance à un dérivé, sorte de filament intra-acrosomien. Le spermatozoïde possède donc dans cette espèce le flagelle caudal, le filament chromatique et un filament intra-acrosomien.

4° Dans les spermatocytes I et II, les spermatides et les spermies, il existe des formations particulières, de nature lipoïde : les tégosomes, GRASSÉ et TUZET (**1929**), pris à tort par KOLTZOFF (**1906-08**) pour un squelette céphalique.

5° Chez *Patella caerulea* et *Bythinia tentaculata* il existe des spermatozoïdes typiques semblables, mais de diverses tailles. Ce sont deux cas de polymégalie semblables à ceux décrits par BOWEN (**1922**) dans la famille des Pentatomides.

6° Les spermatozoïdes atypiques de *Paludina vivipara* et *Cerithium vulgatum* sont oligopyrènes; la chromatine qui persiste est en quantité infime. Chez *Cerithium vulgatum* nous sommes d'accord avec KUSCHAKEWITSCH (**1921**) pour reconnaître que le spermatozoïde atypique est oligopyrène, STÉPHAN (**1903**), SCHITZ (**1920**) l'avaient décrit comme apyrène. Les autres espèces de Prosobranches que nous avons étudiées ont des spermatozoïdes apyrènes c'est-à-dire qui ne possèdent plus de chromatine démasquable.

7° Les spermatozoïdes atypiques se forment après deux divisions, une division ou sans division de maturation. Dans cette dernière catégorie les atypiques peuvent être rares ou très nombreux.

8° La taille des spermatozoïdes atypiques est très variable, allant de 12μ pour *Murex tarentinus*, à plus de 300 μ pour *Aporrhais pes pelicani*.

9° Le spermatozoïde atypique possède, comme le typique, deux catégories de dérivés centrosomiens : les flagelles caudaux transitoires dans certaines espèces, et des racines flagellaires qui peuvent devenir superficielles et constituer les stries que l'on voit à la surface du corps de la spermie.

10° Il y a formation, dans tous les spermatozoïdes oligo et apyrène, d'un acrosome situé à l'extrémité antérieure et rejet d'un résidu de Golgi qui n'est pas éliminé et demeure vers l'extrémité postérieure.

L'acrosome sert aux spermatozoïdes à s'implanter sur une cellule nourricière, il y a ainsi constitution de véritables spermatophores.

11° Les mitochondries forment un manteau à la surface du corps du

spermatozoïde ou, se localisant vers sa partie antérieure chez *Columbella rustica*, *Murex trunculus*, *M. brandaris*, *M. Edwardsi*, *M. tarentinus*, elles donnent une formation comparable au segment intermédiaire du spermatozoïde typique.

12° Les lignées typiques et atypiques sont indiquées dès la gonie. Nous les avons distinguées dès la gonie primitive chez *Murex brandaris* et à partir des spermatogonies dans la plupart des autres espèces. La différenciation dans l'un ou l'autre sens n'a pas pour unique cause un trouble des mitoses réductionnelles.

13° Au cours des observations que nous avons faites sur les constituants cytoplasmiques des lignées typiques et atypiques, nous avons été conduit à reconnaître quatre catégories d'éléments : Les dictyosomes, le chondriome, le vacuome auxquels nous ajoutons les tégosomes.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1926. Alexenko (B.). Plasmatische Bildungen bei der Spermatogenese der *Paludina vivipara*. (*Zeitsch. f. Zellforsch. und Mikros. Anat.* T. IV.)

1928. — Uber den sexuellen Kerndimorphismus bei den Prosobranchia. I. Zur Kenntnis des sexuellen Kerndimorphismus bei der Neritina fluviatilis auf Grund der Beobachtung der Heterochromosome bei der Spermato und Ovogenese. (*Ibid.* T. VIII.)

1908. Ancel (P.) et Bouin (P.). Sur l'existence d'une double spermatogenèse chez *Scutigera coleoptrata*. (*C. R. Soc. Biol.* T. LXV.)

1911. — Sur l'existence d'un chromosome accessoire chez *Scutigera coleoptrata* et sa signification. (*C. R. Ass. Anat.* 13e réunion.)

1924 *a*. Ankel (W.-E.). Zur Frage des Spermatozoendimorphismus der Prosobranchier. (*Verhandl. Deuts. Zoolog. Gesellschaft.* T. XXIX.)

1924 *b*. — Der Spermatozoendimorphismus bei *Bythinia tentaculata L. und Viviparus viviparus L.* (*Zeit. f. Zellen u. Gewebelehre.* T. L.)

1925 *a*. — El dimorfismo de los espermatozoos en la *Bythinia tentaculata*. (*Anales del Inst. Nacional de* 2e *Ensenánza de Valencia. Trabajo del Labo. de Hidrob. Española Nos.* 24.)

1925 *b*. — Zur Befruchtungsfrage bei *Viviparus viviparus* L. (*Senckenbergiana.* T. VII.)

1926 *a*. — Spermiozeugmenbildung durch atypische (apyrene) und typische Spermien bei *Scala* und *Janthina*. (*Ak. Verlags. Leipzig.* 1926.)

1926 *b*. — Der Spermatozoendimorphismus einiger Melaniiden. (*Biol. Zentralbl.* T. XLVI.)

1927. — Spermatozoendimorphismus bei Cochlostoma septemspiral (Kaz). (*Senckenbergiana Franckfurt.* T. VII.)

1907. Arnold (J.). Plasmosomen, Granula, Mitochondrien, Chondriomiten und Netzfiguren. (*Anat. Anz.* T. XXXI.)

1914. — Ueber Plasmastrukturen und ihre funktionelle Bedeutung. (*Gustav Fischer Jena.*)

1920. Aron (M.). Sur l'existence d'une double spermatogenèse chez le *Cryptops* (Myriapodes). (*C. R. Soc. Biol.* T. LXXXIII.)

1914. Artom (C.). Sulla presenza e sull'evoluzione delle cellule a nucleo doppio nella spermatogenesi di *Paludina vivipara.* (*Rend. Acc. Lincei.* T. XXIII.)

1919. — Il comportamento della sostanza cromatica durante la spermatogenesi oligopirenica di *Paludina vivipara*-Linn. (*Rend. Acc. Lincie.* T. XXVIII.)

1920. — Il comportamento della sostanza cromatica e del apparato condriosomico nella spermatogenesi dimorfa di *Paludina vivipara.* L. (*Ricerche di Morph.* T. I.)

1922 *a*. — Ricerche sulla variazione della radiosensibilita degli spermatociti oligopirenici in *Paludina vivipara.* L. (*Rend. Acc. Lincei.* T. XXXI, 1.)

1922 *b*. — Ricerche sulla radiosensibilita degli elementi della spermatogenesi normale (eupirenica) in *Paludina vivipara.* L. (*Ibid.* T. XXXI, 2.)

1923 *a*. L'azione dei raggi « Röntgen » e l'influenza del caldo e del freddo sulla spermatogenesi oligopirenica di *Paludina vivipara.* (*Ibid.* T. XXXII.)

1923 *b*. — L'azione dei Raggi « Röntgen » sulla spermatogenesi dimorfa di *Paludina vivipara. Ricerche di Morf.* T. III.)

1896. Auerbach (L.). Untersuchungen über die Spermatogenese von *Paludina vivipara.* (*Jenaische Zeistsch. f. Naturw.* T. XXX.)

1923. Avel (M.). Sur l'évolution du chondriome au cours des premiers stades de la vitellogenèse chez la Grenouille rousse. (*C. R. Soc. Biol.* T. LXXXIX.)

1925 *a*. — Le mécanisme de la coloration des mitochondries par le bleu de méthylène dans le rein des Amphibiens. (*Ibid.* T. XCII.)

1925 *b*. — Appareil de Golgi et vacuome. (*Bull. Histol. appliquée.* T. II.)

1925 *c*. — Vacuome et appareil de Golgi chez les Vertébrés. (*C. R. Ac. Sc.* T. CLXXX.)

1925 *d*. — Quelques méthodes d'imprégnation osmique de l'appareil de Golgi. (*C. R. Soc. Biol.* T. XCII.)

1925 *e*. — Sur les popriétés de coloration de l'appareil de Golgi des éléments génitaux des Pulmonés. (*Ibid.* T. XCIII.)

1925 *f*. — Sur les propriétés physiques de l'appareil de Golgi des éléments génitaux des Pulmonés. (*Ibid.* T. XCIII.)

1921. Bataillon (Ch.). Spermies couplées et hétérochromosomes dans la lignée typique d'une *Turitelle.* (*C. R. Soc. Biol.* T. LXXXIV.)

1863. Baudelot (E.). Recherches sur l'appareil générateur des Gastéropodes. (*Ann. Sc. Nat. Zool.* 1863.)

1909. Beauchamp (P. de). Les colorations vitales. (*Année Biol.* T. XI.)

1898. Benda (C.). Uber die Spermatogenese der Vertebraten und höherer Evertebraten. (*Verh. d. Phys. Gesellsch. Berlin.* 11 Aug 1898.)

1899 *a*. — Weitere Mitteilungen über die Mitochondria. (*Ibid.* 1 Febr. 1899.)

1899 *b*. — Weitere Mitteilungen über die Mitochondria und ihre Verhältnisse zur Sekretgranulation. (*Ibid.* 10 Dez. 1899.)

1901. — Die Mitochondriafärbung und andere Methoden zur Untersuchung der Zellsubstanzen. (*Verh. d. Anat. Gesellsch.* T. XV.)

1902. — Die Mitochondria. (*Erg. d. Anat. und Entw. Gesellsch.* T. XII.)

1922. Benoit (J.). Sur la fixation et la coloration du chondriome. (*C. R. Soc. Biol.* T. LXXXVI.)

1925. Bhattacharya (D.-E.). The Golgi apparatus and vacuome theory. (*Allahabab University Studies* (India).)

1901. Blackman (B.-M.). The spermatogenesis of the Myriapods. I. Notes ont the spermatocytes and spermatids of *Scolopendra*. (*Kansas Univ. Quart.* T. X.)

1905. — The spermatogenesis of the Myriapods. III. The spermatogenesis of *Scolopendra heros*. (*Bull. of the Museum of Comparat Zool at Harward College.* T. XLVIII.)

1910. — The spermatogenesis of the Myriapods. VI. An analysis of the chromosome group of *Scolopendra heros*. (*Biol. Bull.* T. XIX.)

1897. Boveri (Th.). Zur Physiologie der Kern und Zellteilung. (*Phys. Med. Ges. Würzburg.*)

1920. Bowen (R.-H.). Studies on insect spermatogenesis. I. History of the cytoplasmic components of the sperm in *Hemiptera*. (*Biol. Bull.* T. XXXIX.)

1922 *a*. — On the idiozome, Golgiapparatus and Acrosome in the male germ cells. (*Anat. Record.* T. XXV.)

1922 *b*. — Studies on insect spermatogenesis. II. The components of the Spermatid and thier role in the formation of the sperm in *Hemiptera*. (*Journ. of Morph.* T. XXXVII.)

1922 *c*. — Studies on insect spermatogenesis. III. On the structure of the nebenkern in the insect spermatid and the origin of nebenkern patterns. (*Biol. Bull.* T. XLII.)

1922 *d*. — On certain features of spermatogenesis in *Amphibia* and *Insecta*. (*Americ. Journ. of Anat.* T. XXX.)

1922 *e*. — Studies on insect spermatogenesis. IV. The phenomenon of Polymegaly in the sperm cells of the family *Pentatomidae*. (*Proc. of the Am. Ac. of Art. and Sc.* T. LVII.)

1923. — The origin of secretory granules. (*Proc. of the nat. Ac. of Sc. U. S. A.* T.IX.)

1924 *a*. — Notes on the formation of the sperm in *Coleoptera* and *Aptera* with a general discussion of Flagellate sperm. (*Journ. of Morph.* T. XXXIX.)

1924 *b*. — On a possible relation betwen the Golgi apparatus and secretory products. (*Am. Journ. of Anat.* T. XXXIII.)

1924 *c*. — On the acrosome of the animal sperm. (*Anat. Record.* T. XXVIII.)

1926 *a*. — A suggestion concerning the interpretation of Professor Voinov's « Appareil sphérulaire ». (*Arch. Zool exp.* T. LXV.)

1926 *b*. — Studies on the Golgi apparatus in Gland cells. I. Glands associated withe the Alimentary Tract. (*Quart. Journ. Micr. Sc.* T. LXX.)

1926 *c*. — Studies on the Golgi apparutus in Gland cells. II. Glands producing Lepoidal Secretion. The so-called Skin Glands. (*Ibid.* T. LXX.)

1926 *d*. — The Golgi Apparatus its structure and functionnal significance. (*Anat. Record.* T. XXXIII.)

1903 *a*. Bouin (P.). Sur l'existence d'une double spermatogenèse et de spermies. « eupyrènes » et « oligopyrènes » chez *Scolopendra cingulata* (Démonstration). (*C. R. Ass. Anat.* 5e session.)

1903 *b*. — Sur l'existence d'une double spermatogenèse et de deux sortes de spermatozoïdes chez *Scolopendra morsitan*. (*Arch. Zool. exp.* [4]. T. I.)

1905. — Ergastoplasme, pseudochromosomes et mitochondria. A propos des formations ergastoplasmiques des cellules séminales chez *Scolopendra cingulata*. (*Ibid.* [4]. T. III.)

1920. — Sur la dimégalie des spermies dans certaines doubles spermatogenèses. Sa signification. (*C. R. Soc. Biol.* T. LXXXIII.)

1922. — La dipyrénie des spermies dans certaines doubles spermatogenèses est obtenue par une mitose hétérotypique qui se produit au cours du développement. (*C. R. Ac. sc.* T. CLXXIV.)

1925. — Les cinèses de maturation et la double spermatogenèse chez *Scolopendra cingulata* L. (*Le Cellule. Louvain.* T. XXXV.)

1923. Brambell (F.-W.-R.) et Gatenby (J.-B.). On the supposed homology of the Golgi elements of the mammalian nerve cell and the nebenkern batonnets of the genital cells of Invertebrates. (*Sc. Proc. of the Roy. Dublin. Soc.* T. XVII.)

1887. Brock. Uber die doppelten Spermatozoen einiger exotischer Prosobranchier. (*Zool. Jahrb.* T. II.)

1901. Broman (I.). Ueber gesetzmäszige Bewegungs und Wachstumserscheinungen (Taxis und Tropismenformen) der Spermatiden, ihrer Centralkörper, Idiozomen und Kerne. (*Arch. f. mikros. Anat.* T. LIX.)

1902 *a*. — Ueber atypische Spermien und ihre mögliche Bedeutung. (*Anat. Anz.* T. XXI.)

1902 *b*. — Ueber Bau und Entwicklung von physiologisch vorkommenden atypischen Spermien. (*Merkel. Bonnetsche Série von Anat. Heften.* H. LX.)

1884 *a*. Brunn (M. von). Untersuchungen über die doppelte Form der Samenkörper von *Paludina vivipara*. (*Arch. f. miker. Anat.* T. XXIII.)

1884 *b*. — Weitere Funde von zweierlei Samenkörper in demselben Tiere. (*Zool Anz.* T. VII.)

1909. Büchner (P.). Das accessorische Chromosom in Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Reduktion. (*Arch. F. Zellforsch.* T. III.)

1907. Cajal (S.-R.). L'appareil réticulaire de Golgi-Holmgren coloré par le nitrate d'argent. (*Tr. Lab. de Recherches biol.* T. V.)

1914. — Algunas variaciones fisiologicas y patologicas del apparato reticular de Golgi. (*Trab. del Lab. de Inv. Biol. Madrid.* T. XII.)

1909. Champy (Ch.). Mitochondries et corps chromatoïdes des Anoures. (*C. R. Soc. Biol.* T. LXVI.)

1912. — Recherches sur la spermatogenèse des Batraciens et les éléments accessoires du testicule. (*Arch. Zool, exp.* T. LII.)

1913. — La torsion des spermatozoïdes chez divers Vertèbres. (*C. R. Soc. Biol.* T. LXXIV.)

1923. — La spermatogenèse chez *Discoglossus Pictus* (Otth). Comparaison avec celles des autres Discoglossides et des Vertébrés en général. (*Arch. Zool. exp.* T. LXII.)

1926 *a*. Ciaccio (C.). I lipoidi considerati come costituenti essenziali della cellula Nota prima — introduzione e tectinea. (*Boll. della Soc. di Biol. Sperim.* T. I.)

1926 *b*. — I lipoidi considerati come costituenti essenziali della cellula (istolipoidi). (*Ibid.* T. I.)

1926 *c*. — Sur la distribution des lipoïdes histogènes (histolipoïdes) dans la cellule. (*C. R. Assoc. Anat.* 21e Réunion, Liége.)

1927 *a*. — Sulla natura e significato funzionale di un constituente cellulare e suoi rapporti con l'apparato di Golgi ed altre immagini citologiche. (*Boll. della Soc. di Biol. Sperim.* T. II.)

1927 *b*. — Sul significato dell idiozoma e delle formazioni periidiozomiche. (*Ibid.* T. II.)

1905. Colton (H.-S.). Sexual dimorphism in *Strombus pugilis* Lin. (*Nautilus.* T. XVIII.)

1925. Da Fano (C.). Méthodes pour la démonstration de l'appareil interne de Golgi. (*Bull. Hist. appl.* T. II.)

1912. Deineka. Der Netzapparat von Golgi in einigen Epithel und Bindegewebszellen während der Ruhe und während der Teilung derselben. (*Anat. Anz.* T. XLI.)

1907 *a*. Duboscq (O.). Sur la motilité des filaments axiles dans les spermatozoïdes géants de la Paludine. (*C. R. Ass. Anat.* 11e Réunion.)

1907 *b*. — Sur la motilité des filaments axiles dans les spermatozoïdes géants de la Paludine. (*C. R. Cong. Soc. Sav.* T. XXXVI.)

1907. Duesberg (J.). Der Mitochondrialapparat in den Zellen der Wirbeltiere und Wirbellosen. (*Arch. f. mikr. Anat.* T. LXXI.)

1910. — Nouvelles recherches sur l'appareil mitochondrial des cellules séminales. (*Arch. f. Zellfosch.* T. VI.)

1912. — Plastosomen « Apparato reticolare interno » und Chromidialapparat. (*Erg. Anat. und Entwicklg.* T. XX.)

1920. — Cytoplasmic structures in the seminal epithelium of the *opossum*. (*Carn. Inst. Contr. Enbryol.* T. IX.)

1879 *a*. Duval (M.). Etude sur la spermatogenèse chez la Paludine vivipare. (*Revue des sc. nat.* T. VIII.)

1879 *b*. — Recherches sur la spermatogénèse étudiée chez quelques Gastéropodes. (*Journ. de Microgr.* T. II.).

1897. Erlanger (V.) .Bemerkungen über die wurmförmigen Spermatozoen von *Paludina vivipara*. (*Anat. Anz.* T. XIX.)

1923. Fadda (G.). Della funzione dei considetti spermatozoi vermiformi in *Murex trunculus* Lin. (*Natura Milano.* T. XIV.)

1925. — Origine, sviluppo e funzione degli pseudospermatozoi di *Murex trunculus* (*R. Comit. Talassogr. Ital. Venezia* T. CXII.)

1909. Faure-Fremiet (E.). Sur les réactions de quelques mitochondries. (*C. R. Ac. Sc.* T. CXLIX.)

1910 *a.* — Etude sur les mitochondries des Protozaires et des cellules sexuelles. (*Arch. Anat. Micr.* T. XI.)

1910 *b.* — La continuité des mitochondries à travers les générations cellulaires. et le rôle de ces éléments. (*Anat. Anz.* T. XXXVI.)

1910 *c.* — A propos d'une note de M. Aldo Perroncito sur le réseau de Golgi des cellules spermatiques. (*Bull. Soc. Zool. France.* T. XXXV.)

1910 *d.* — Mitochondries et liposomes. (*C. R. Soc. Biol.* T. LXVIII.)

1909 *a.* Fauré-Fremiet, Mayer et Schœffer. Sur la constitution et le rôle des mitochondries. (*Ibid.* T. LXVI.)

1909 *b.* — Sur les réactions chimiques des mitochondries. (*Ibid.* T. LXVII.)

1913. Faust (E.-C.). Size dimorphism in adult spermatozoa of *Anasa tristis.* (*Biol. Bull.* T. XXV.)

1928. Gambier (E.). Sur la constitution de l'idiosome de la cellule sexuelle mâle de *Discoglossus pictus* Otth. La spermatogonie. (*C. R. Soc. Biol.* T. XCVIII.)

1929. — Evolution du chondriome ordinaire et du chondriome actif (lépidosomes) au cours de la spermatogenèse et de la spermiogenèse du Discoglosse. (*C. R. Soc. Biol.* T. CI.)

1917 *a.* Gatenby (J.-B.). The cytoplasmic inclusions of the germ cells. Part. I. Lepidoptera. (*Quart. Journ. micr. sc.* T. LXII.)

1917 *b.* — The degenerate (apyrene) sperm formation of moths as an index to the interrelationship of the various bodies of the spermatozoan. (*Ibid. T. LXII.*)

1918. — The spermatogenesis of some other pulmonates. (*Ibid.* T. LXIII.)

1919 *a.* — The gametogenesis and early development of Limnaea stagnalis (L.) with special reference to the Golgi apparatus and the mitochondria. (*Ibid.* T. LXIII.)

1919 *b.* — Notes on the dimorphic spermatoza of Paludina and the giant germ-nurse cells of *Testacella* and *Helix.* (*Ibid.* T. LXIII.)

1920. — The modern technique of Cytology. (*Ibid.* T. LXIV.)

1922. — The cytoplamic inclusions on the Germ-cells. Part. X. The Gametogenesis of Saccocirrus. (*Ibid.* T. LXVI.)

1921. Gatenby (J.-B.) et Woodger (B.). The cytoplasmic inclusions of the germ-cells. Part. IX. On the origine of the Golgi-Apparatus of the middle pièce of the ripe sperm of *Cavia* and the development of the acrosome. (*Ibid.* T. LXV.)

1928. — On the relationship between the formation of Yolk and Gogi apparatus. (*Journ. roy. microscop. soc.* 1928.)

1925. Gatenby (J.-B.) et Bhattacharya (M.). Notes on the cytoplasmic inclusions in the spermatogenesis of the indian Scorpion *Palamneux bengalensis* (*La cellule,* Louvain. T. XXXV.)

1915. Giese (M.). Der Genitalapparat von *Calyptraea sinensis* Lin., *Crepidula unguiformis* Lam. und *Capulus hungaricus* Lam. (*Zeitsch. fur wissenschaft. Zool.* T. XCIV.)

1925 *a.* Giroud (A.). Le chondriome, recherche sur sa constitution chimique et physique. (*Arch. Anat. Micr.* T. XXI.)

1916. Goldschmidt (R.). The Function of the Apyrene Spermatozoa. (*Science*, Friday October 13 th. 1916.)

1920. — Kleine Beobachtungen und Ideen zur Zellenlehre III. Die Bedeutung der atypischen Spermatozoen. (*Arch. f. Zellforsch.* T. XV.)

1898. Golgi (C). Intorno alla structura delle cellule nervose. (*Boll. del Soc. Med. Chir. di Pavia*, 1898.)

1908. — Di un metodo per la facile e pronta dimostrazione dell'apparato reticolare interno delle cellule nervose. (*Ibid.* 1908.)

1927. Grabowska (Z.). L'appareil de Golgi dans les spermatozoïdes des Crustacés. (*C. R. Soc. Biol.* T. XCVIII.)

1926. Grassé (P.-P.). Contribution à l'étude des Flagellés parasites. (*Arch. Zool. exp.* T. LXV.)

1929. Les constituants cytoplasmiques des éléments mâles du Crapaud accoucheur (*Alytes obstetricans* Laur.). (*C. R. Soc. Biol.* T. CI.)

1927. Grassé (P.-P.) et Tuzet (O.). Sur le bâtonnet chromatique de la tête des Spermatozoïdes. (*C. R. Ac. Sc.* T. CLXXXV.)

1928. — Le spermatozoïde de la Balane, *Balanus perforatus* Brug. (*C. R. Soc. Biol.* T. XCIX.)

1929. — Origine et nature du prétendu squelette céphalique des spermies. (*C. R. Ac. Sc.* T. CLXXXVIII.)

1929. — Les tégosomes dans la spermatogenèse des Mollusques prosobranches et leurs rapports avec le noyau. (*C. R. Ac. Sc.* T. CLXXXIX.)

1902. Gruvel (A.). Sur une forme géante de spermatozoïdes chez les Cirrhipèdes, (*Bull. Muséum Hist. Nat.* T. VII.)

1907. — Le polymorphisme des spermatozoïdes. (*Mém. Soc. Sc. phys. nat. de Bordeaux.* Série VI.)

1920. Guilliermond (A.). Sur l'origine des vacuoles dans les cellules de quelque. racines. (*C. R. Soc. Biol.* T. LXXXIII.)

1921. — Sur les éléments figurés du cytoplasme chez les végétaux; chondriome. appareil vacuolaire et granulations lipoïdes. (*Arch. biol.* T. XXXI.)

1924. — Nouvelles recherches sur les constituants morphologiques du cytoplasme de la cellule végétale. (*Arch. Anat. micr.* T. XX.)

1925. — Observations sur l'origine des vacuoles. (*La Cellule.* T. XXXVI.)

1926. — Sur les relations du système vacuolaire avec l'appareil réticulaire de Golgi dans les végétaux. (*C. R. Ac. Sc.* T. CLXXXII.)

1922. Guilliermond (A) et Mangenot (B.). Sur la signification de l'appareil réticulaire de Golgi. (*Ibid.* T. CLXXIV.)

1921. Gutherz (S.). Das Heterochromosomenproblem bei den Vertebraten — 2 — Mitteilung. (*Arch. f. mikros. Anat.* T. XCIV.)

1926. — Zur kausalen Analys edes Spermiendimorphismus. (*Biol. Zentralbl.* T. XLVI.)

1905. Hertwig (R.). Uber das Problem der Sexuellen Differenzierung. (*Verh. deuts, Zool. Ges.* T. XV.)

1927 *a*. Hibbard (H.) et Parat (M.). Oogenesis in certain Teleosts with special reference to the chondriome, vacuome and yolk formation. (*Journ. of Anat.* T. LXI.)

1927 *b.* — L'ovogenèse de certains Téléostéens; caractères spéciaux du chondriome. du vacuome et formation du vitellus. (*C. R. Ass. Anat.* (Londres) et *Bull. Hist. appl.* 1928.)

1913. Hirschler (J.). Ueber die Plasmastrukturen (Mitochondrien-Golgischenapparat u. a.) in den Geschlechtszellen der Ascariden (Spermato und Ovogenese.) (*Arch. f. Zellf.* T. IX.)

1914. — Uber Plasmastruckturen (Golgischer Apparat, Mitochondrien u. a.) in den Tunicaten, Spongien und Protozoenzellen. (*Anat. Anz.* T. XLVII.)

1918. — Uber den Golgischen Apparat embryonaler Zellen. (*Arch. f. mikr. Anat.* T. XCI.)

1924. — Sur une méthode de noircissement de l'appareil de Golgi. (*C. R. Soc. Biol.* T. XC.)

1925. — Sur une certaine ressemblance entre le noyau cellulaire, l'appareil de Golgi et les mitochondries. (*Ibid.* T. XCIII.)

1927. — Studien über die sich mit Osmium schwärzenden Plasmakomponenten (Golgi-Apparat, Mitochondrien) einiger Protozoenarten nebst Bemerkungen über die Morphologie der ersten von ihnen im Tierreiche. (*Zeitsch. f. Zellforsch. und mikrosk. Anat.* T. V.)

1928 *a.* — Studien über die Plasmakomponenten (Golgi-Apparat u. a.) an vital gefärbten männlichen Geschlechtezellen einiger Tierarten. (*Ibid.* T. VII.)

1928 *b.* — Appareil de Golgi — vacuome au cours de la spermatogenèse chez *Macrothylacia rubi* L. (Lépidoptère). (*C. R. Soc. Biol.* T. XCVIII.)

1928 *c.* — Relations topographiques entre l'appareil de Golgi et le vacuome au cours de la spermatogenèse chez *Phalera bucephala* L. et *Dasychira selenitica* Esp. (Lepitoptera). (*Ibid.* T. XCBIII.)

1929. — Sur la relation entre le noyau et les composants plasmatiques (Appareil de Golgi, vacuome) dans les spermatocytes des Lépidoptères. (*Ibid* T. CI.)

1929. — Sur la relation entre le noyau et les composants plasmatiques (appareil de Golgi) dans les spermatocytes de *Palomena viridissima* Podo (Rhynchote-Pentatomidoe). (*Ibid.* T. CI.)

1928. Hirschler (J.) et Hirschlerowa (Z.). L'appareil de Golgi et le vacuome dans une certaine catégorie de cellules somatiques chez la larve de *Phryganea grandis* L. (Trichoptera). (*Ibid.* T. XCVIII.)

1928 *a.* Hirschler (J.) et Monné (L.). Comportement de l'idiosome au cours de la spermatogenèse chez le lapin (*Lepus cuniculus*). (*Ibid.* T. XCVIII.)

1928 *b.* — Studien über die Plasmakomponenten (Golgi-Apparat u. a.) an Vitalgefärbten männlichen Geschlechtszellen einiger Säuger (*Cavia, Lepus, Mus.*) (*Zeitsch. fur Zellfsch. und mikros. Anat.* T. VIII.)

1927. Hirschlerowa (Z.). Mikroskopisch-anatomische Untersuchungen an den Amphibienschilddrüsen mit besonderer Berücksichtigung ihres Golgiapparatus. (*Ibid.* T. VI.)

1923. Hyman (O.-W.). Spermic dimorphism in *Fasciolaria tulipa.* (*Journ. of Morph.* T. XXXVII.)

1925. — Natural partial fertilization in *Fasciolaria tulipa.* (*Ibid.* T. XLI.)

1924. Ito (H.). Contribution histologique et physiologique à l'étude des annexes des organes génitaux des Orthoptères. (*Arch. Anat. Micr.* T. XXI.)

1925 *a.* Karpova (L.). Beobachtung über den Apparat Golgi in den Samenzellen. (*Zeitsch. f. Zellforsch. und mikr. Anat.* T. II.)

1925. *b.* — Beobachtung über den Apparat Golgi (Nebenkern) in den Samenzellen von *Helix pomatia.* (*Ibid.* T. II.)

1929. Kazimierz Golanski. Composants plasmatiques des cellules sexuelles mâles chez *Lithobius forficatus* (Myriapodes). (*C. R. Soc. Biol.* T. C.)

1914. Kemnitz (b. von). Beiträge sur Kenntnis des Spermatozoen-Dimorphismus. (*Arch. für. Zellforsch.* T. XII.)

1888. Koehler (R.). Recherches sur la double forme de spermatozoïdes chez le *Murex.* (*Rec. Zool. Suisse.* T. V.)

1903. Koltzoff (N.). Uber formbestimmende elastische Gebilde in Zellen. (*Biol. Centrbl.* T. XXIII.)

1906. — Uber das Skelett des tierischen Spermiums. (*Ibid.* T. XXVI.)

1909. — Studien über die Gestalt der Zelle. II. Untersuchungen über das Kopfskelett des tierischen Spermiums. (*Archiv. f. Zellforsch.* T. II.)

1910 *a.* Kuschakewitsch (S.). Zur Kenntnis der sogennanten wurmförmigen Spermien der Prosobranchier. (*Anat. Anz.* T. XXXVII.)

1910 *b.* — Ueber die Entwickelung der Spermien von *Conus mediterraneus* Brug. und *Vermetus gigas* Bir. (*Biol. Centrlb.* T. XXXI.)

1912. — Recherches sur le dimorphisme des éléments génitaux mâles chez les Mollusques Prosobranches. (*Mém. Soc. Nat. Keiff.* T. XXII.) (En langue russe.)

1913. — Studien über den Dimorphismus der männlichen Geschlechtselemente bei den Prosobranchia. (*Arch. f. Zellforsch.* T. X.)

1915. — Les chondriosomes de la spermatogenèse de *Cerithium vulgatum.* (*Mém. Soc. Nat. Kieff* (1914-15). (En langue russe.)

1921. — Studien über den Dimorphismus der männlichen Geschlechtselemente der Prosobranchia II. *Cerithium vulgatum.* (*Arch. f. Zellforsch.* T. XV.)

1914. — Uber Allochromosomen bei der Spermiogenese der Prosobranchia. (*Zeit. F. Zellen und Gewebl.* T. I.)

1910. Lams (H.). Recherches concernant le dimorphisme des éléments séminaux chez le *Murex.* (*Ann. Soc. Méd. Gand.* T. LXXXIX.)

1904. Léger (L.). La reproduction sexuée chez les Stylorhynchus. (*Arch. f. Prostistk.* T. III.)

1897. Lenhossek (M. von). Untersuchungen über Spermatogenese. (*Arch. f. mikr. Anat.* T. LI.)

1890. Leydig (F.). Ueber *Paludina vivipara.* (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* T. II.)

1927. Merton (H.). Die Bewegungen der Samenzellen und ihr kinetisches Zentrum. (*Zeitsch. f. Zellen und Gewebl.* T. V.)

1900. Meves (Fr.). Ueber den von v. La Valette Saint-George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. (*Arch. f. mikr. Anat.* T. LVI.)

1901. — Uber die sog. wurmförmigen Samenfäden von *Paludina* und über ihre Entwicklung. (*Anat. Anz.* T. XIX.)

1903. — Ueber oligopyrene und apyrene Spermien une über ihre Entwicklung nach Beobachtungen an *Paludina* und *Pygæra*. (*Arch. f. mikr. Anat.* T. LXI.)

1927 — Moldenhauer Brooks (M.). Studies of the permeability of living Cells. IX. Does methylene blue itself penetrate. (*Univ. of Calif. Zool.* T. XXXI.)

1918. Möllendorff (W. von). Zur Morphologie der vitalen Granulafärbung. (*Arch. f. mikr. Anat.* T. XC.)

1920. — Vitale Färbungen an tierischen Zellen. (*Erg. der Physiol.* T. XVIII.)

1921. — Vitale Färbungen der Tierzellen. (*Handb. d. biol. Arbeismeth. Abt.* N° 5 Teil. 2 H. 2.)

1927. Monné (L.). Observations sur les spermatocytes des Mollusques après coloration vitale (Appareil de Golgi, vacuome). (*C. R. Soc. Bio*. T. XCVIII.)

1910. Montgomery (Th. H.). On the Dimegalous Sperm and Chromosal variation of *Euchistus* with reference to chromosomal continuite. (*Arch. f. Zellforsch.* T. V.)

1911. — The spermatogenesis of an Hemipteron, *Euschistus*. (*Journ. of Morph.* T. XXII.)

1900. Moriwaki (J.). Es gibt zweierlei Formen auch bei den Spermien von *Melanidae* (Japanisch). (*Dobutsagaku zasshi*. T. XII.)

1926. Nassonov (D.). Die physiologische Bedeutung des Golgi-Apparats im Lichte der Vitalfärbungsmethode. (*Zeit. f. Zellforsch. und mikr. Anat.* T. III.)

1927. — Die Tätigkeit des Golgi-Apparatus in den Epithelzellen des Epididymis. (*Ibid.* T. IV.)

1928. Orton (J.-H.). Observations on Patella vulgata. Part. I. Sex Phenomena. Breeding and Shell-growth. (*Journ. of marine Biol. Ass. Plymouth.* T. XV.)

1926. Parat (Maurice). Sur la constitution de l'appareil de Golgi et de l'idiozome vrais et faux dicysomes.) *C. R. Ac. Sc.* T. CLXXXII.)

1928. — Contribution à l'étude morphologique et physiologique du Cytoplasme. (*Arch. Anat. micros.* T. XXIV.)

1928. Parat (Marguerite). Vacuome et appareil de Golgi de la glande pelvienne du Triton marbré au cours de l'évolution glandulaire. (*C. R. Soc. Biol.* T. XCIX.)

1925. Parat (M.) et Painlevé (J.). Sur l'exacte concordance du vacuome et de l'appareil de Golgi classique. (*C. R. Ac. Sc.* T. CLXXX.)

1885. Patten (W.). Artificial Fecundation in the Mollusca. (*Zool. Anz.* T. VIII.)

1909. Perroncito (A.). Condriosomi-cromidii ed apparato reticolare interno nelle cellule spermatiche. (*Rend. Ist. Lomb.* T. XLI.)

1910 *a*. — 1. Contributo allo studio della biologia cellulare Mitocondri, cromidii et apparato reticolare interno nelle cellule spermatiche. (*Rend. Acad. dei Lincei.* Anno 307.)

1910 *b*. — 2. Contribution à l'étude de la biologie cellulaire. Mitochondries, chromidies et appareil réticulaire interne dans les cellules spermatiques. Le phénomène de la dictyocinèse. (*Arch. ital. de Biol.* T. LIV.)

1910 *c*. — A propos de quelques considérations de M. Fauré-Frémiet sur mes études. (*Bull. Soc. Zool. France.* T. XXV.)

1911. — Beiträge zur Biologie der Zelle (Mitochondrien, Chromidien, Golgisches Binnennetz in den Samenzellen). (*Arch. fur mikros. Anat.* T. LXXVII.)

1889. Platner (G.). Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilungserscheinungen II. Samenbildung und Zellteilung bei *Paludina vivipara* und *Helix pomatia.* (*Ibid.* T. XXXIII.)

1909. Policard. Sur la structure des mitochondries. (*C. R. Soc. Biol.* T. LXVI.)

1926. Poisson (R.). Sur la constitution du chondriome, de l'appareil de Golgi et de l'idiosome dans les cellules sexuelles mâles de *Notonecta maculata* Fab. (*C. R. Soc. Biol.* T. XCIV.)

1926 *b*. — Les éléments cytoplasmiques figurés et leur évolution au cours de la spermatogenèse chez *Notonecta maculata.* (*Ibid.* T. XCIV.)

1927. — Recherches sur quelques processus spermatogenétiques observés dans les éléments sexuels jeunes de *Notonecta maculata* Fab. (*Arch. Zool. exp.* T. LXVI.)

1928. — Les composants cytoplasmiques des éléments germinaux mâles de l'Hémiptère Hétéroptère *Velia currens.* (*C. R. Soc. Biol.* T. XCIX.)

1929. Poluszynski (G.). Vacuome et appareil de Golgi au cours de la Spermatogenèse chez la Panorpe (*Panorpa communis* L.). (*Ibid.* T. C.)

1925. Portman (A.). Der Einfluss der Nähreier auf die Larvenentwicklung von *Buccinum* und *Purpura.* (*Zeit. f. Morph. u. Dekol. d. Tiere.* T. III.)

1926. — Le rôle du spermatozoïde atypique dans la formation des œufs nourriciers de *Buccinum undatum* L. (*Arch. Zool. exp.* T. LXV.)

1927. — Die Nähreierbild. durch Atypische Spermien bei *Buccinum undatum* L. (*Zeit. f. Zellen. und Gewebl.* T. V.)

1929. Popa (G.-T.). Sur la motilité des spermatozoïdes chez quelques Vertébrés supérieurs (Taureau, Bélier, Homme). (*C. R. Soc. Biol.* T. C.)

1907. Popoff (M.). Eibildung bei *Paludina vivipara* und Chromidien bei *Paludina* und *Helix.* (*Arch. f. mike. Anat.* T. LXX.)

1899. Prenant (A.). Sur le protoplasme supérieur (archoplasme, kinoplasme, ergastoplasme). Etude critique. (*Journ. de l'Anat. et de la Physiol.* T. XXV.)

1911. — Préparations relatives aux mitochondries. (*C. R. Assoc. Anat. Paris.*)

1925. Rau, Brambell et B. Gatenby. Observations on the Golgi bodies in the living cell. (*Proc. roy. Soc. London.* T. CXVII.)

1909. Regaud (Cl.). Sur la signification physiologique du chondriome des cellules sexuelles mûres et notamment des spermatozoïdes. (*C. R. Soc. Biol.* T. LXVII.)

1911. Regaud et Tournade. Différence de motilité des spermatozoïdes recueillis dans les segments divers des voies spermatiques. (*C. R. Ass. Anat.* Paris.)

1911. Reinke (E.-E.). Report upon the Dimorphic Spermatozoa of marine Prosbranche. (*Carn. Inst. of Wash.* T. X.).

1912. — A preliminary account of the development of the apyrene spermatozoa in *Strombus* and of the nurse-cell in *Littorina.* (*Biol. Bull.* T. XXII.)

1913. — Report upon investigation of the dimorphic spermatozoa of *Strombus gigas.* (*Carn. Inst. Wash.* T. XII.)

1914 *a*. — Report upon the behaviour of the dimorphic spermatozoa of *Strombus.* (*Ibid.* T. XIII.)

1914 *b.* — The development of the apyrene spermatozoa of *Strombus bituberculatus.* (*Contr. fr. the Biol. Lab. in Princ. Univ.* T. IV.)

1905. Retzius (G.). Zur Kenntnis der Spermien der Evertebraten. (*Biol. Unters.* N. F. T. XII.)

1906. — Die Spermien der Gasteropoden. (*Ibid.* T. XIII.)

1909. — Die Spermien von *Nassa reticula.* (*Ibid.* T. XIV.)

1912. — Weitere Beiträge zu Kenntnis der Spermien der Gasteropoden und Vögel. (*Ibid.* T. XVII.)

1874. Schenk (S.-L.). Die Spermatozoen von *Murex brandaris.* (*Sit. d. Math. Naturw. Classe d. K. Ak. Wiss. In Wier.* T. LXX.)

1916. Schitz (V.). Sur la spermatogenèse chez *Columbella rustica* L. (*Arch. Zool. exp.* T. LVI.)

1920 *a.* — Sur la spermatogenèse chez *Cerithium vulgatum* Brug, *Turitella triplicata* Brocchi (*mediterranea* Monterosato) et *Bittium reticulatum* Da Costa. (*Ibid.* T. LVIII.)

1920 *b.* — Sur la spermatogenèse chez *Murex trunculus* L. *Aporrhais pes pelicani* L; *Fusus sp.* et *Nassa reticulata* L. (*Ibid.* T. LIX.)

1905. Schreiner (A.-K.). Uber die Entwickelung der männlichen Geschlechtszellen von *Myxine glutinosa.* (*Arch. de Biol.* T. XXI.)

1908. — Zur Spermienbildung der Myxinoïdien. Uber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Myxine glutinosa* L. (*Arch. f. Zellforsch.* T. I.)

1913. Seiber (J.). Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. (*Zool. Anz.* T. XLI.)

1920. — Geschlechtschromosomen Untersuchungen an Psychiden. (*Arch. f. Zellforsch.* T. XV.)

1837. Siebold (V.). Fernere Beobachtungen über die Spermatozoen der Wirbellosen Tiere. 2. Die Spermatozoen der *Paludina vivipara.* (*Muller's Arch. f. Anat. Physiol. und wiss. Med.* 1837.)

1906. Sjowall (E.) Ein Versuch das Binnennetz von Golgi-Kopsch bei den Spermato und Ovogenese zu homologisieren. (*Anat. Anz.* T. XXVIII.)

1924. Sokolska (J.). Uber Ausbleiben der Teilung respectiv über ungleiche Teilung des Golgischen Apparatus während der Spermatogenese bei der Hausspinne (*Tegenaria domestica* Cl.) (*Arch. f. Mikr. Anat. und Entwick.* T. CIII.)

1925. — Les hétérochromosomes pendant la spermatogenèse de l'araignée domestique (*Tegenaria domestica* Cl.). (*Bull. Ac. pol. des Sc. et des Let.* 1925.)

1928 *a.* — Vacuome et appareil de Golgi pendant la première division de maturation chez l'araignée *Tegenaria domestica* C. (*C. R. Soc. Biol.* T. XCIX.)

1903. Stephan (P.). Sur les spermies oligopyrènes et apyrènes de quelques Prosobranches. (*Ibid.* T. LV.)

1903 *b.* — Le développement des spermies apyrènes de *Murex brandaris.* (*Ibid.* T. LV.)

1903 *c.* — Le développement des spermies eupyrènes de *Cerithium vulgatum.* (*C. R. Ass. Anat.* 5e Session.)

1903 *d.* — Spermies oligopyrènes et apyrènes chez les Prosobranches. (*C. R. Ass. fr. pour l'avanc. des Sc.* 32e Session.)

1903 *e*. — Le développement des spermies apyrènes de *Cerithium vulgatum* et de *Nassa mutabilis*. (*Bibligr. Anat.* T. XII.)

1924. Stephenson (T.-A.). Notes on *Haliotis tuberculata*. (*J. Mar. Biol. Ass. Plymouth*. T. XIII.)

1924. Takeya (O.). Uber die Spermatogenese von *Melania libertina Gld*. (*Folia Anat. Japon Tokyo*. T. II.)

1911 *a*. Terni (T.). Sul comportamento dei condriosomi durante le division di maturazion (Nota prelimin). (*Arch. ital. di Anat. e di Embriol.* T. X.)

1911 *b*. — La Spermatogenisei di *Geotriton fuscus*. (*Ibid.* T. X.)

1912 *a*. — Demostrazione di condrioconti nel vivente. (*Anat. Anz.* T. XLI.)

1912. — Sulla presenta di condrioconti e sul lore comportamento durante il periode istogenetico della spermatozo (Nota prelimin). (*Arch. ital. di Anat. e di Embriol.* T. XI.)

1914. — Condriosomi, idiozoma, e formazione periidiozomiche nella spermatogenesi degli Anfibii. (*Arch. f. Zellforsch.* T. XII.)

1904. Thesing (B.). Beiträge zur Spermatogenesis der Cephalopoden. (*Zeit. f. wiss. Zool.* T. LXXVI.)

1824. Treviranus (B.-R.). Uber die Zeugungsteile und die Fortpflanzung der Mollusken. (*Zeit. f. Physiol.* T. I.)

1927. Tuzet (O.). Sur la double spermatogenèse du Mollusque Prosobranche *Pisania maculosa* La. (*Arch. Zool. exp.* T. LXVII.)

1928 *a*. — Observations sur le vivant, des composants cytoplasmiques des éléments mâles typiques du Mollusque Prosobranche *Pollia orbignyi* Payr. (*C. R. Soc. Biol.* T. XCVIII.)

1928 *b*. — Sur la spermatogenèse de *Theodoxia fluviatilis* (Sand), *Bythinia tentaculata* (L.) et *Cyclostoma elegans* (Müll.). (*Ibid.* T. XCIX.)

1928 *c*. — Sur la spermatogenèse de *Bythinia tentaculata*. (*Ibid.* T. XCIX.)

1929 *a*. — L'idiozome et les centrosomes dans la lignée mâle typique de *Cerithium vulgatum* Brug. (*Ibid.* T. CI.)

1929 *b*. — Spermiogenèse dans la lignée mâle atypique de *Murex trunculus*. (*C. R. Ass. anat. Bordeaux*, 24e Session.)

1929 *c*. — Spermogenèse et colorations vitales chez la Tubulaire (*Tubularia mesembryanthemum* Allm.) (*C. R. Soc. Biol.* T. CII).

1903. Voïnov (D.-N.). Sur l'existence d'une double spermatogenèse chez les Papillons. (*Arch. Zool. exp.* [4]. T. I.)

1903 *b*. — La spermatogenèse d'été chez le *Cybister Roeselii*. (*Ibid.* T. L.)

1903 *c*. — Quelques réflexions sur le centrosome. (*Ibid.* T. I.)

1915. — Sur une formation juxtanucléaire dans les éléments sexuels du *Gryllotalpa vulgaris* à la fin de la spermatogenèse. (*C. R. Soc. Biol.* T. LXXIX.)

1923. — Sur une nouvelle inclusion cytoplasmique prenant part à la formation du perforateur dans les éléments mâles du *Gryllotalpa vulgaris*. (*Ibid.* T. LXXXVIII.)

1925. — Les éléments sexuels du *Gryllotalpa vulgaris* Latr. (*Arch. Zool. exp.* T. LXIII.)

1926. — Sur la nature de « l'appareil sphérulaire ». Réponse à Robert H. Bowen. (*Ibid.* T. LXV.)

1927 *a*. — Le vacuome et l'appareil de Golgi dans les cellules génitales mâles de *Notonecta glauca* L. (*Ibid.* T. LXVII.)

1927 *b*. — Le vacuome dans les cellules génitales mâles de *Notonecta glauca*. (*C. R. Soc. Biol.* T. XCVI.)

1928 *a*. — Les parasomes sont des ergastoblastes (Dictyosomes). (*Ibid.* T. XCIX.)

1928 *b*. — Deux constituants cellulaires; l'appareil de Golgi et les dictyosomes. (*Ibid.* T. XCIX.)

1929. — Mécanisme sécrétoire des cellules. (*Ibid.* T. CI.)

1928. Voïnov (D.) et Athanasiu (M.). Les dictyosomes (ergastoblastes) dans la cellule nerveuse. (*Ibid.* T. XCIX.)

EXPLICATION DES PLANCHES

Bo. = Liquide de Bouin. — Bo. Dub. = Bouin alcoolique, formule Duboscq. — Ba. = Liquide de Bataillon. — Vap. os. Alt. = Fixation par les vapeurs d'acide osmique, coloration par la fuchsine picriquée d'Altmann. — Gr. = Fixation et coloration par la méthode de Grassé. — H. = Hématoxyline. — E. = Eosine. — Pr. = Triple coloration de Prenant. — M. = Coloration par le Mann.

PLANCHE IV

De la figure 1 à la figure 28, G = 3.000 De la figure 29 à la figure 71, G = 2.000.

TROCHUS TURBINATUS

Fig. 1 et 2. Spermatogonies. 1 Bo. Dub. Pr., 2 Gr.
Fig. 3 et 4. Spermatocytes I, 3 Bo. Dub. Pr., 4 Gr.
Fig. 5 et 6. Spermatocytes II, 5 Bo. Dub. Pr., 6 Gr.
Fig. 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14. Spermatides. 7, 8, 9, 10, 11, Bo. Dub. Pr. 12-14, Gr. 13, Vap. os. Alt.
Fig. 15 et 16. Spermatozoïdes. 15, Bo. Dub. Pr.; 16, Gr.

ZIZYPHINUS STRIATUS

Fig. 17 et 18. Spermatozoïdes. 17, Bo. Dub. Pr.; 18, Vap. os. Alt.

PATELLA COERULEA

Fig. 19. Paroi de l'ampoule testiculaire. Bo. Pr.
Fig. 20. Spermatocyte I. Bo. Dub. Pr.
Fig. 21. Spermatocyte II. Bo. Dub. Pr.
Fig. 22-23. Spermatides. Bo. Dub. Pr.
Fig. 24, 25, 26, 27, 28. Spermatozoïdes. 24, Bo. Dub. Pr.; 25-26,, Bo. Pr.; 27, Gr.; 28, Vap. os. Alt.

THEODOXIA FLUVIATILIS

Fig. 29. Paroi de l'ampoule testiculaire. Bo. Dub. Pr.
Fig. 30-31. Spermatocytes I. 30, Bo. Dub. Pr.; 31, Gr.
Fig. 32, 33 ,34, 35, 36, 37, 38, 39. Première mitose de maturation. 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, Bo Dub. Pr. 39, Gr.
Fig. 40-41. Spermatocytes II. 40, Bo. Pr.; 41, Gr.
Fig. 42, 43, 44. Seconde mitose de maturation. 42, 43, Bo, Pr.; 44, Gr.
Fig. 45, 46, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58. Spermatides. 45, 47, 48, 49, 50, 51, Bo. Dub. Pr.; 46, 57, 58, Gr.; 52, 53, 54, 55, 56, Vap. os. Alt.
Fig. 59, 61, 63. Spermatozoïdes. 59, Bo. Dub. Pr.; 61, Gr.; 63, Vap. os. Alt.
Fig. 60, 62. Spermatides. Vap. os. Alt.
Fig. 64, 65, 66, 67, 68, 69, 70, 71. Spermatoblastes atypiques. 64, 66, 67, 68, 70, Bo. Dub. Pr.; 65, Gr.; 69, 71, Vap. os. Alt.

PLANCHE V

Fig. 72 et 73, G = 2.000; Fig. 74 à 131, G = 2.500.

THEODOXIA FLUVIATILIS

Fig. 72, 73. Spermatozoïdes. 72, Bo. Dub. Pr.; 73, Gr.

BYTHINIA TENTACULATA

Fig. 74, 75, 76, 77. Spermatogonies. 74, 75, 76, Bo. Dub. Pr.; 77, Gr.
Fig. 78, 79, 80, 81. Spermatocytes I. 78, 79, 80, Bo. Dub. Pr.; 81, Gr.
Fig. 82, 83, 84, 85. Première mitose de maturation. 82, 83, 84, Bo. Pr.; 85, Gr.
Fig. 86, 87. Spermatocytes II. 86, Bo. Dub. Pr.; 87, Gr.
Fig. 88, 89. Seconde mitose de maturation. 88, Bo. Dub. Pr.; 89, Gr.
Fig. 90, 91, 92, 93, 94, 95, 96, 97. Spermatides. 90, 91, 93, Bo Dub. Pr.; 92, 94, 95, 96, 97. Gr.
Fig. 98, 99. Spermatozoïdes. 98, Bo. Dub. Pr.; 99, Gr.
Fig. 100, 101, 102, 103. Spermatocytes I atypiques. 100, Bo. Dub. Pr.; 101, 102, Vap. os. Alt.; 103, Gr.
Fig. 104, 105, 106. Première division de maturation atypique. 104, 106, Bo. Dub. Pr.; 105, Gr.
Fig. 107. La seconde mitose de maturation atypique commence avant la séparation des spermatocytes. Bo. Dub. Pr.
Fig. 108, 109. Seconde mitose de maturation atypique Bo. Dub. Pr.
Fig. 110, 111, 112, 113, 114. Spermiogenèse. 110, 111, 113, 114, Bo. Dub. Pr.; 112, Gr.
Fig. 115, 116. Spermatozoïdes atypiques. 115, Bo. Dub. Pr.; 116, Gr.

CERITHIUM VULGATUM

Fig. 117. Paroi de l'ampoule testiculaire. Bo. Pr.
Fig. 118. Cellule nourricière. Gr.
Fig. 119, 120. Spermatogonies typiques. 119, Bo. Dub. Pr.; 120 Gr.
Fig. 121, 122, 123, 124, 125, 126, 127, 128. Spermatocytes I. 121, 123, 124, 125, 126, 127, Gr.; 122, Bo. Dub. Pr.; 128, Vap. os. Alt.
Fig. 129, 130, 131. Première mitose de maturation. 129, 130, Bo. Dub. Pr.; 131, Gr.

PLANCHE VI

G = 2.500

CERITHIUM VULGATUM

Fig. 132. Première mitose de maturation. Gr.
Fig. 133, 134, 135, 136. Spermatocytes II. 133, Bo. Dub. Pr. 134, 135, Gr.; 136, Vap. os. Alt.
Fig. 137, 138. Seconde mitose de maturation. Bo. Dub. Pr.
Fig. 139, 140, 141, 142, 143, 144, 145, 146, 147, 148, 149, 150, 151, 152, 153, 154. 155, 156. Spermatides. 140, 141, 142, 145, 146, 151, 152, Bo. Dub. Per. ; 139, 143, 147, 148, 149, 150, 153, 154, 155, Gr.; 144, 156, Vap. os. Alt.
Fig. 157, 158, 159. Spermatozoïdes. 157, Bo. Dub. Pr.; 158, Gr.; 159, Vap. os. Alt.
Fig. 160, 161. Spermatogonies atypiques. 160, Bo. Pr.; 161, Gr.
Fig. 162, 163. Spermatocytes I atypiques. 162, Bo. Dub. Pr.; 163, Gr.
Fig. 164, 165, 166, 167, 168. Première mitose de maturation atypique. 164, 165, 166, Bo. Dub. Pr.; 167, 168, Gr
Fig. 169, 170. Spermatocytes II atypiques. 169, Bo. Dub. Pr.; 170, Gr.
Fig. 171, 172. Seconde mitose de maturation atypique. 171, Bo. Dub. Pr.; 172, Gr.
Fig. 173, 174, 175, 176, 177, 178, 179. Spermiogenèse. 173, 175, 176, 179, Bo. Dub. Pr.; 174, 177, 178, Gr.
Fig. 180, 181, 182, 183. Spermatozoïdes. 180, Bo. Dub. Pr.; 181, Feulgen; 182, Gr.; 183, Smith-Dietrich.

PLANCHE VII

G = 2.500

CONUS MEDITERRANEUS

Fig. 184. Paroi de l'ampoule testiculaire. Bo. Dub. Pr.
Fig. 185, 186. Spermatocyte I. 186, Bo. Dub. Pr.; 186, Gr.
Fig. 187, 188, 189, 190, 191, 192. Première mitose de maturation. 187, 188, 189, 190, Bo. Pr.; 191, 192, Gr.
Fig. 193, 194. Spermatocyte II. 193, Bo. Dub. Pr.; 194, Gr.
Fig. 195, 196. Deuxième mitose de maturation. 195, Bo. Pr.; 196, Gr.
Fig. 197, 198, 199, 200, 201, 202, 203, 204, 205, 206, 207, 210, 211. Spermatides. 197, 199, 200, 201, 202, Bo. Dub. Pr.; 198, 203, 204, 205, 206, 207, Gr.; 210, 211, Vap. os. Alt.

Fig. 208, 209, 212, Spermatozoïdes. 208, Bo. Dub. Pr.; 209, Gr.; 212, Vap. os. Alt.
Fig. 213, 214, 215, 216, 217. Spermatocytes I atypiques. 213, 214, 215, 216, Bo. Dub. Pr.; 217, Gr.
Fig. 218, 219, 220, 221, 222. Division de maturation atypique. 218, 219, 220, 221. Bo. Dub. Pr.; 222, Gr.
Fig. 223, 224, 225, 226, 227, 228, 229. Spermiogenèse atypique. 223, 224, 226, 227, 228, 229, Bo. Dub. Pr.; 225. Gr.
Fig. 230, 231. Spermatozoïdes atypiques. 230, Bo. Dub. Pr.; 231, Gr.

PISANIA MACULOSA

Fig. 232, 233, 234. Spermatides. Vap. os. Alt.

PLANCHE VIII

De la figure 235 à la figure 241, G = 2.500; de la figure 242 à la figure 281, G = 2.000.

CYCLOSTOMA ELEGANS

Fig. 235. Spermatogonie atypique. Bo. Dub. Pr.
Fig. 236, 237. Spermatoblastes atypiques. Bo. Dub. Pr.
Fig. 238, 239. Spermatides atypiques. Bo. Dub. Pr.
Fig. 240, 241. Spermatozoïdes. 240, Bo. Dub. Pr.; 241, Vap. os. Alt.

COLUMBELLA RUSTICA

Fig. 242. Paroi de l'ampoule testiculaire. Bo. Pr.
Fig. 243. Cellule nourricière. Gr.
Fig. 244, 245. Spermatogonies. 244, Bo. Dub. Pr.; 245, Gr.
Fig. 246, 247, 248, 249, 250, 251, 252, 253. Spermatocytes I. 246, 247, 248, 249, 250, Bo. Dub. Pr.; 251, 252, 253, Gr,
Fig. 254, 255. Spermatocytes II. 254, Bo. Dub. Pr.; 255, Gr.
Fig. 256, 257, 258, 259, 260, 261, 262, 263, 264, 265, 266. Spermatides. 256, 257, 258, 259. Bo. Dub. Pr.; 260, 261, 262, 263, 265, Gr.; 264, 266, Vap. os. Alt.
Fig. 267, 268, 269. Spermatozoïdes. 267, Gr.; 268, Bo. Dub. Pr.; 269, Vap. os. Alt.
Fig. 270, 271, 272, 273, 275. Spermatoblastes atypiques. 270, 271, 272, 273, Bo. Dub. Pr.; 275, Gr.
Fig. 274, 276, 277, 278, 279, 280, 281. Spermatides atypiques. 274, 277, 278, 279, 281. Bo. Dub. Pr.; 276, 280. Gr.

PLANCHE IX

De la figure 281 à la figure 285, G = 2.000. De la figure 286 à la figure 340, G = 2.500.

COLUMBELLA RUSTICA

Fig. 282, 283. Spermatides atypiques. 282, Gr.; 283, Vap. os. Alt.
Fig. 284, 285. Spermatozoïdes atypiques. 284, Bo. Dub. Pr.; 285, Gr.

MUREX TRUNCULUS, M. BRANDARIS, M. TARENTINUS

Fig. 286. Gonies primitives de *Murex brandaris*. Bo. Dub. Pr.
Fig. 287. Cellule nourricière de *M. tarentinus*. Bo. Dub. Pr.
Fig. 288. Spermatogonie de *M. tarentinus*. Bo. Dub. Pr.
Fig. 289, 290, 292. Spermatocytes I de *M. tarentinus*. 289, 290, Bo. Dub. Pr.; 292, Gr.
Fig. 291, 295, 296, 297. Spermatocytes I de *M. trunculus*. 291, Bo. Dub. Pr.; 295, Vap. os. Alt.; 296, Ciaccio, 297, Smith-Dietrich.
Fig. 293, 294. Spermatocytes II de *M. tarentinus*. 293, Bo. Dub. Pr.; 294, Gr.
Fig. 298. Spermatocyte de *M. trunculus*. Ciaccio.
Fig. 299, 300, 301, 302, 303, 304, 305. Spermatides de *M. trunculus*. 299, Bo. Dub. Pr.; 300, 303, 304, 305, Vap os. Alt.; 303, Gr.; 301 Ciaccio.
Fig 306, 307 Spermatozoïdes de *M. trunculus*. 306, Vap. os. Alt.; 307, Soudan III.
Fig. 308. Spermatozoïde de *M. tarentinus*. Vap. os. Alt.

MUREX TARENTINUS (Lignée atypique)

Fig. 309, 310, 314. Spermatoblastes. 309, 310, Bo. Dub. Pr.; 314, Vap. os. Alt.
Fig. 311, 312, 313, 315, 316, 318. Spermatides. 311, 312, 313, Bo. Dub. Pr.; 315, Vap. Os. Alt.; 316, Gr.; 318, Smith-Dietrich.
Fig. 317, 319, 320. Spermatozoïdes. 317, Bo. Dub. Pr.; 319, Smith-Dietrich; 320, Gr.

MUREX EDWARDSI (Lignée atypique)

Fig. 321, 322, 323, 330. Spermatoblastes. 321, 322, 323, Bo. Dub. Pr.; 330, Gr.
Fig. 324, 325, 326, 327, 328, 331, 332, 333. Spermatides. 324, 325, 326, 327, 328, Bo. Dub. Pr.; 331, 332, Vap. os. Atl.; 333, Gr.
Fig. 329, 334 .Spermatozoïdes. 329, Bo. Dub. Pr.; 334, Vap. os. Alt.

MUREX BRANDARIS (Lignée atypique)

FIG. 335, 336, 337. Spermatoblastes. 335, 337, Bo. Dub. Pr.; 336, Gr.
FIG. 338, 339, 340. Spermatides. Bo. Dub. Pr.

PLANCHE X

De la figure 341 à la figure 346, G = 2.500 De la figure 347 à la figure 360, G = 1.300.

MUREX BRANDARIS (Lignée atypique)

FIG. 341, 343, 344, 345. Spermatides. 341, 343, Bo. Dub. Pr.; 244, 345, Gr.
FIG. 342, 346. Spermatozoïdes. 342, Bo. Dub. Pr.; 346, Gr.

MUREX TRUNCULUS (Lignée atypique)

FIG. 347, 352. Spermatoblastes. 347, Feulgen; 352, Gr.
FIG. 348, 349, 350, 353, 354, 355, 356, 357. Spermatides. 348, 349, 350, Feulgen; 353, 355, Gr.; 354, 356, 357, Vap. os. Alt.
FIG. 351, 358, 359, 360. Spermatozoïdes. 351, Feulgen; 358, Gr.; 359, Smith-Dietrich; 360, Vap. os. Alt.

PLANCHE XI

De la figure 361 à la figure 366. G = 2.000; de la figure 367 à la figure 370. G = 1.000; De la figure 371 à la figure 374. G = 500.

PALUDINA VIVIPARA

FIG. 361. Spermatocyte I typique. Gr.
FIG. 362, 363, 364, 365. Spermatides typiques. Vap. os. Alt.
FIG. 366. Spermatocyte I atypique. Gr.
FIG. 368, 369, 370. Spermatides atypiques, 367, 370, Feulgen, vert lumière; 368, 369, Gr.
FIG. 371, 372, 373, 374. Spermatozoïdes atypiques. 371, Gr.; 372, Vap. os. Alt.; 373, Feulgen; 374, Vap. os. Mann.

PLANCHE XII

TROCHUS TURBINATUS : G = 3.000

FIG. 375. Spermatide. Vap. os. Alt.
FIG. 376, 377. Spermatozoïdes. 376, rouge neutre; 377, Vap. os. Alt.

THEODOXIA FLUVIATILIS : G = 2.000

FIG. 378. Spermatocyte I. Biondi.
FIG. 379. Spermatocyte II. Biondi.
FIG. 380, 381, 382. Spermatides; 380, Biondi; 381. Vap. os. Alt.; 382, Soudan III.

CERITHIUM VULGATUM : G = 2.500

FIG. 383, 384. Spermatocytes I. 383, rouge neutre; 384, rouge neutre et vert Janus.
FIG. 385. Spermatide. Vert Janus.
FIG. 386, 387, Spermatozoïdes. 386, rouge neutre; 387, Vap. os. Alt.

NASSA NITIDA : G = 1.250

FIG. 388. Spermatozoïde. Vap. os. Alt.

CONUS MEDITERRANEUS : G = 2.500

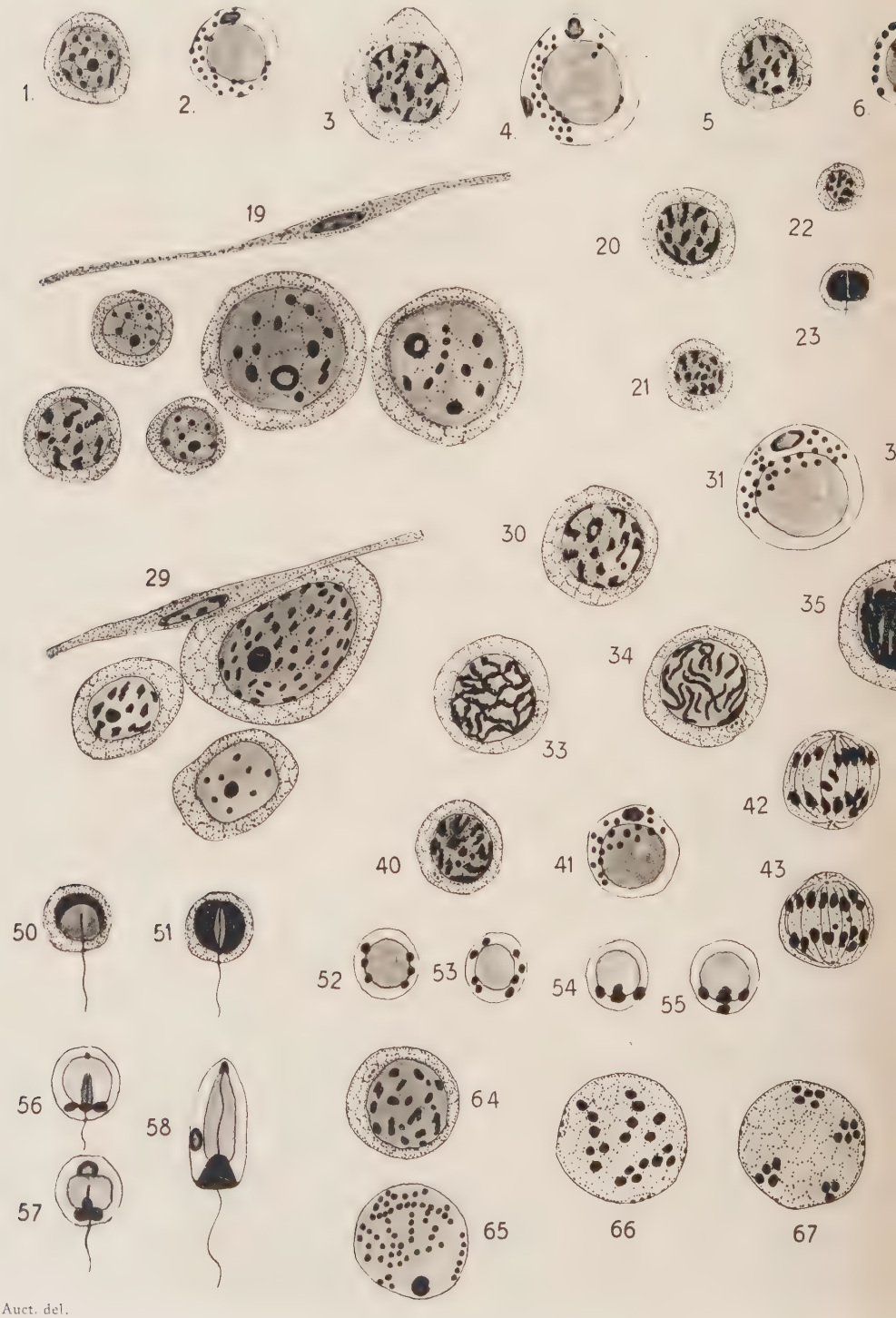
FIG. 389. Spermatozoïde atypique. Rouge neutre

COLUMBELLA RUSTICA : G = 2.500

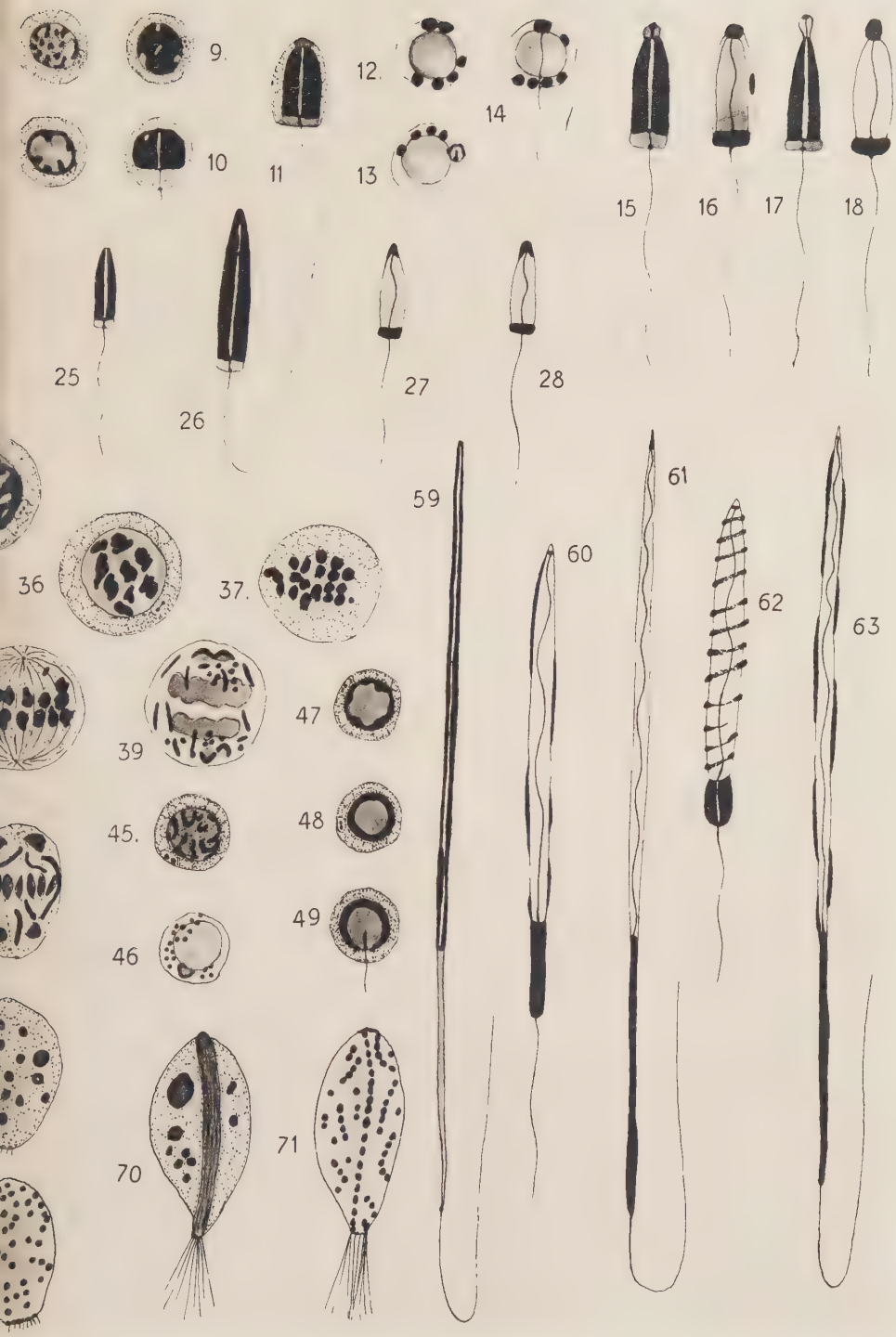
FIG. 390. Spermatide. Vap. os. Alt.

MUREX TRUNCULUS : G = 2.500

FIG. 391, 392. Spermatocytes I. 391, Ciaccio; 392, rouge neutre.
FIG. 393, 394, Spermatides. 393, Ciaccio; 394, Biondi.
FIG. 395. Spermatozoïde. Vap. os. Alt.


1.
2.
3
4.
5
6.
19
20
22
23
21
31
30
29
35
34
33
42
40
41
43
50
51
52
53
54
55
56
58
57
64
65
66
67

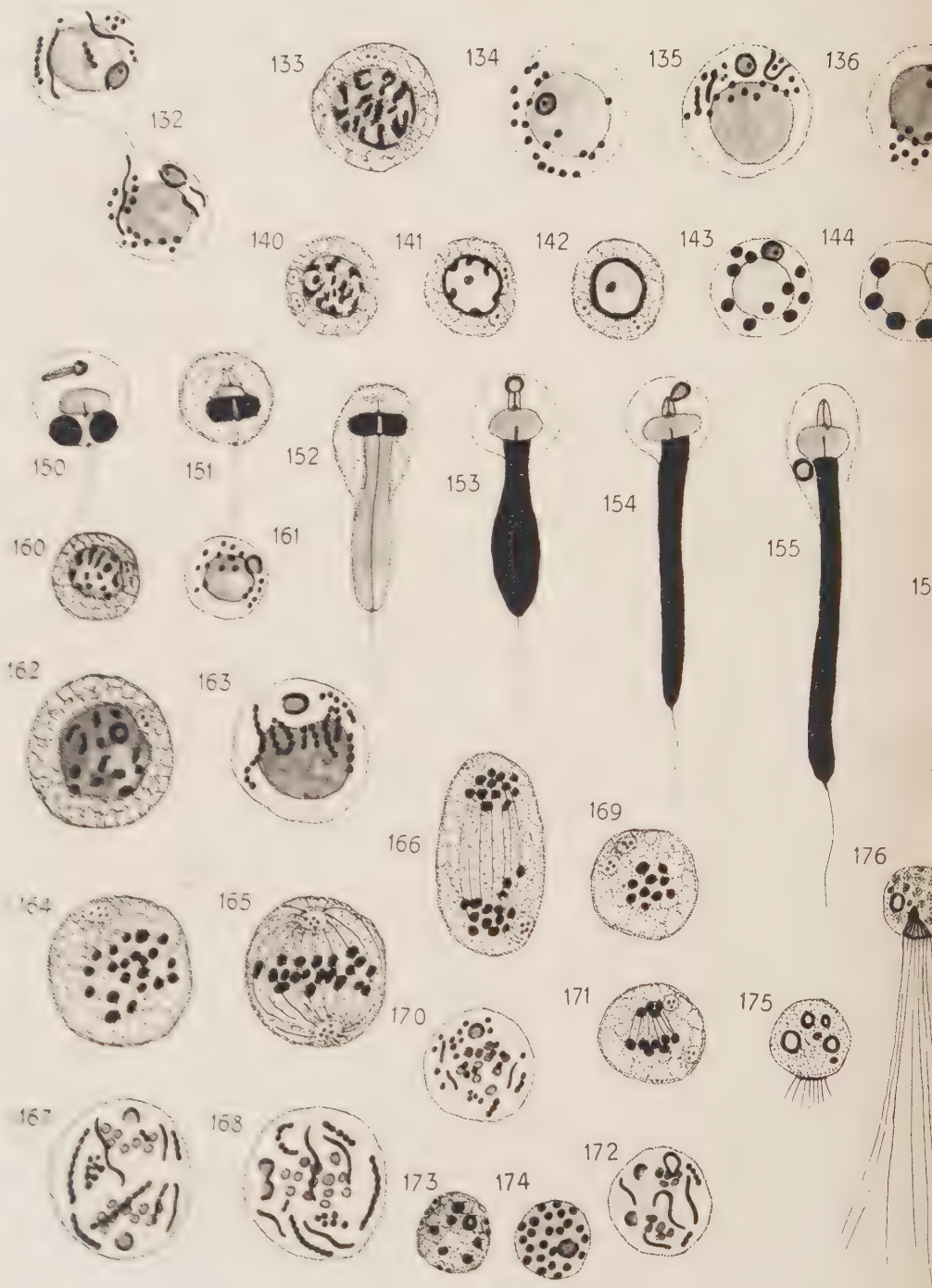
Auct. del.


9.
10
11
12.
13
14
15
16
17
18
25
26
27
28
59
60
61
62
63
36
37.
39
47
45.
48
49
46
70
71

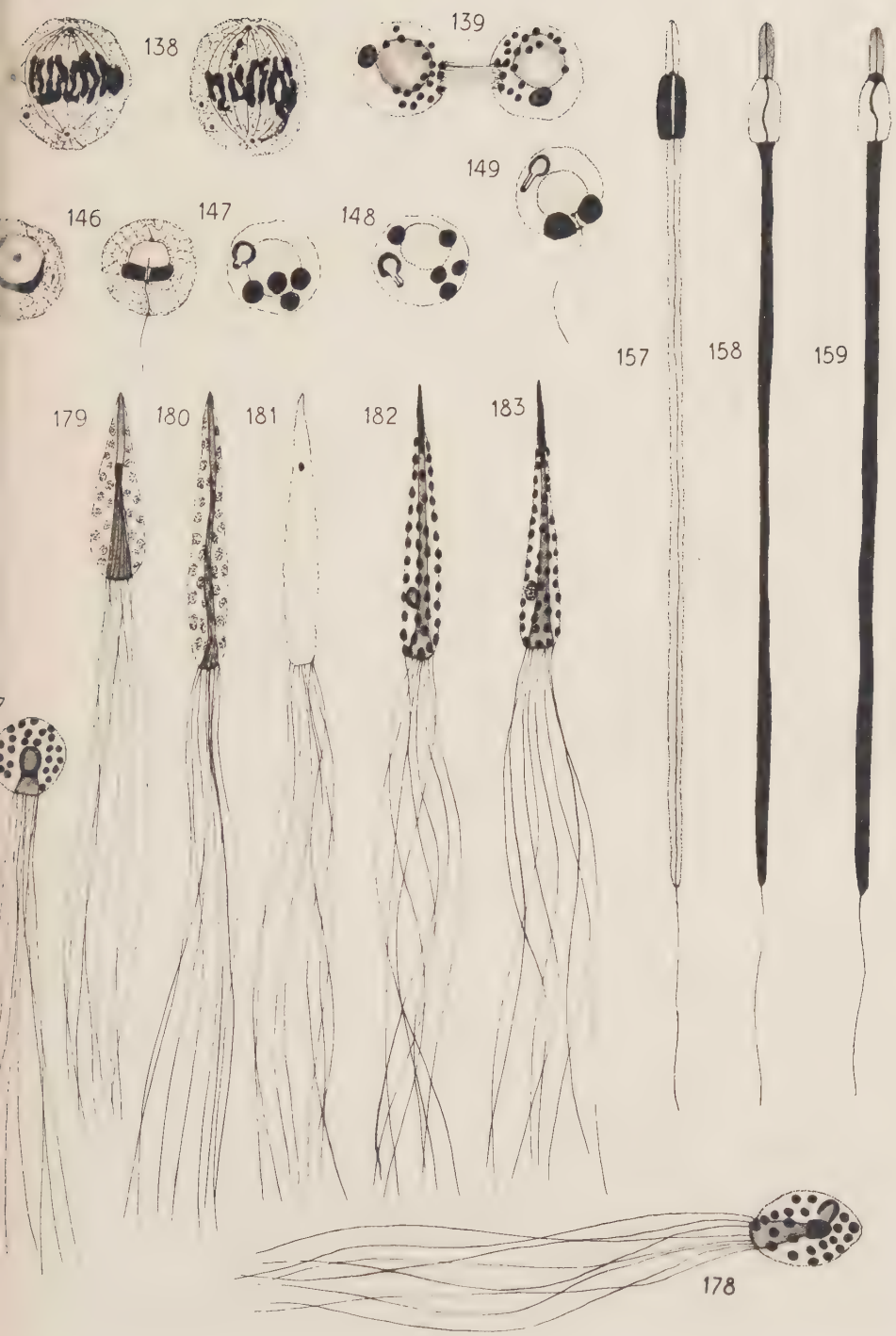
72
73
74
75
76
77
78
79
80
81.
82
88
89
96
97
100
101.
102
103
113
114.
115
116.
117
121
122.
123
127
128

ROSOBRANCHES

MF CATALA FRERES, PARIS

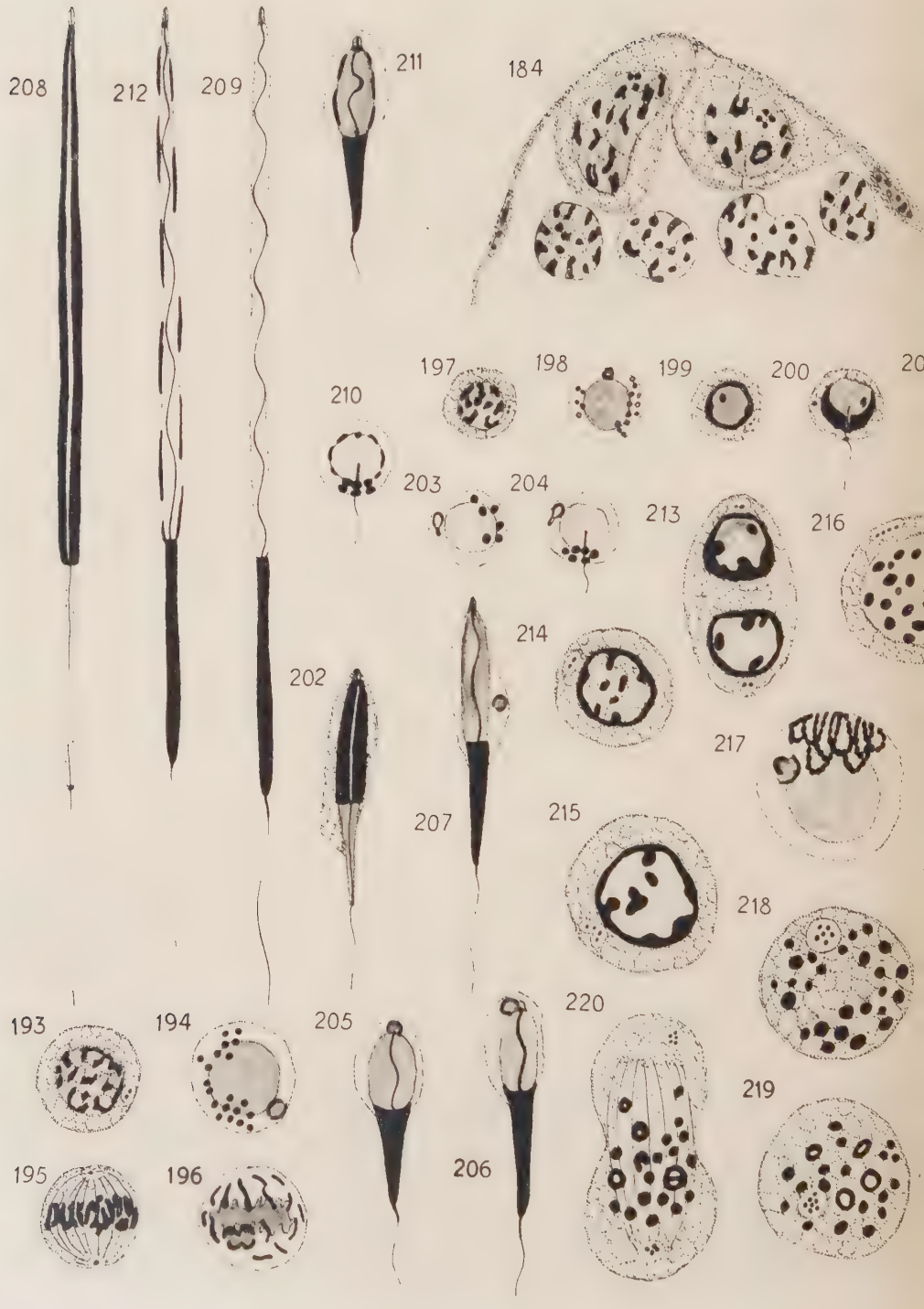


SPERMATOGENÈS

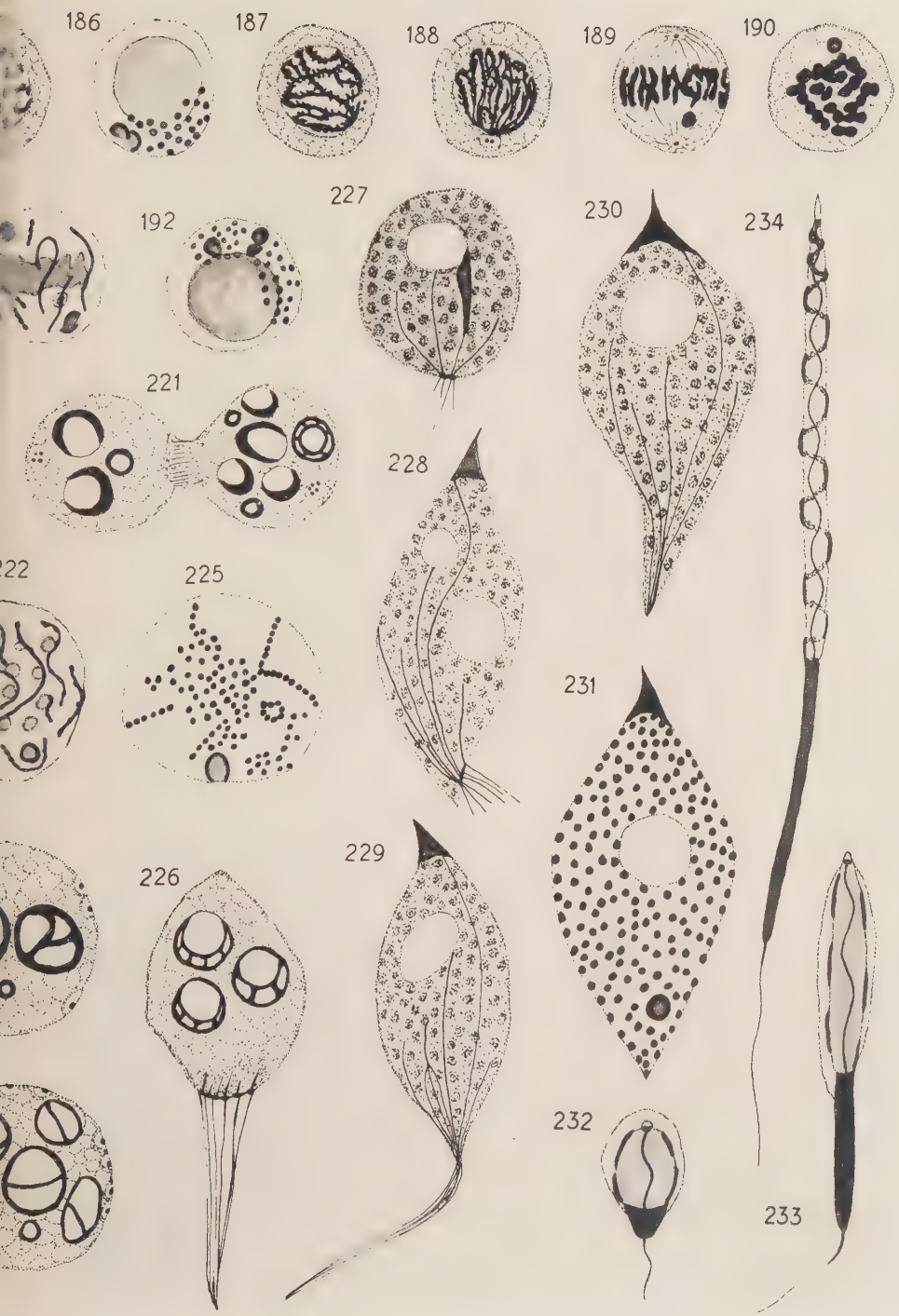


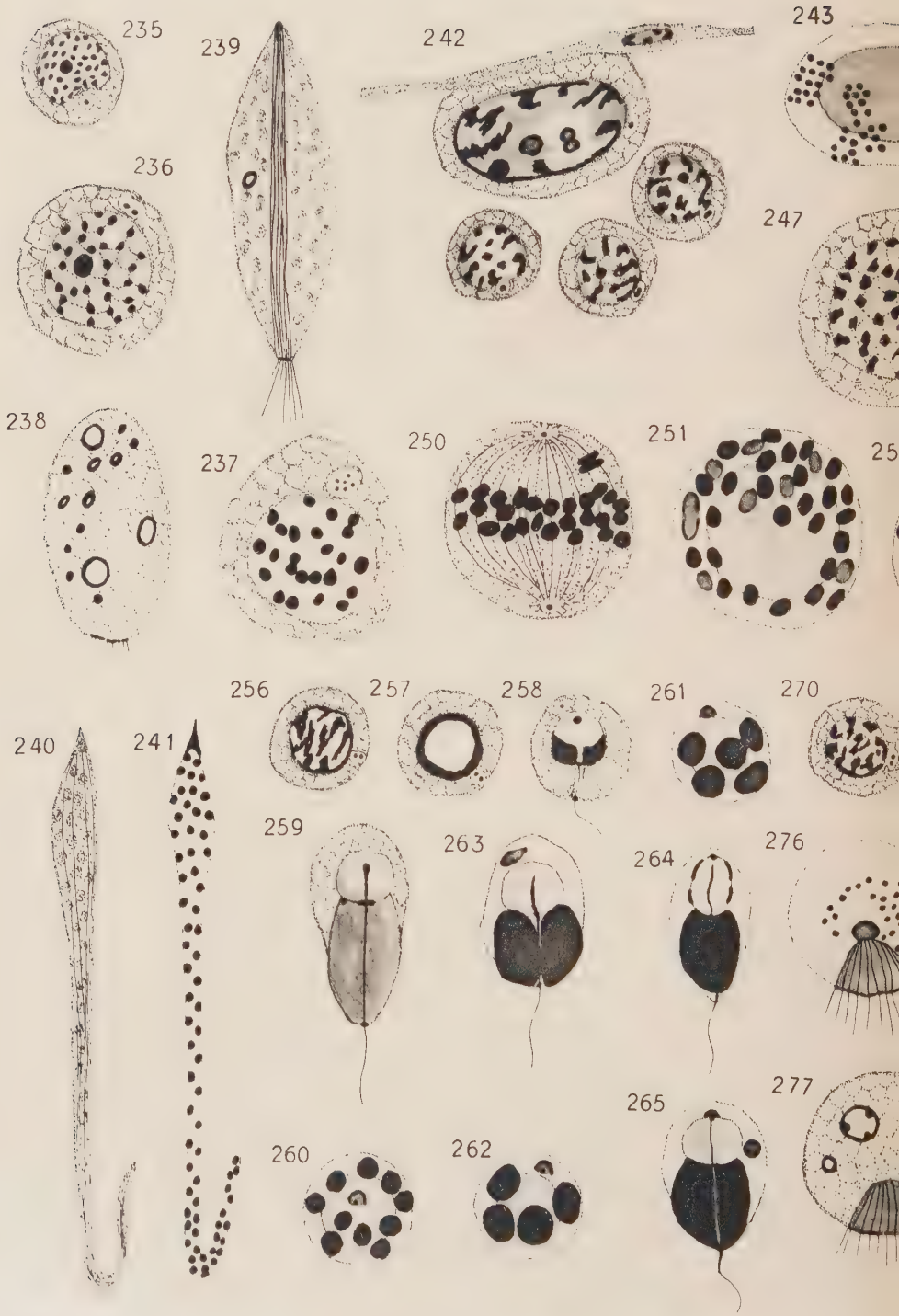
ROSOBRANCHES

IMP. CATALA FRÈRES, PARIS

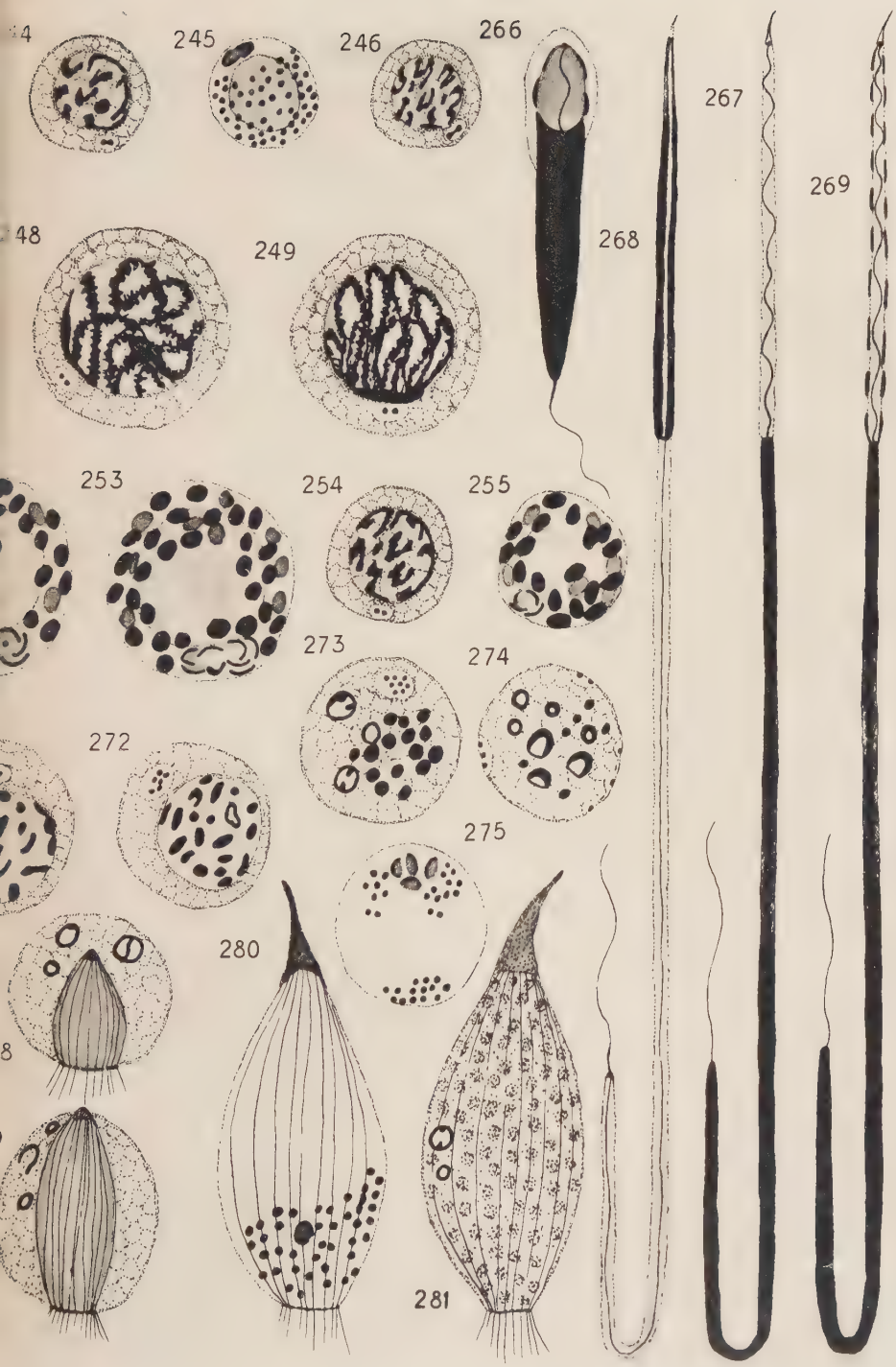

208
212
209
211
184
197
198
199
200
210
203
204
213
216
214
202
217
207
215
218
193
194
205
220
219
195
196
206

Auct. del.


186
187
188
189
190
192
227
230
234
221
228
222
225
231
229
226
232
233

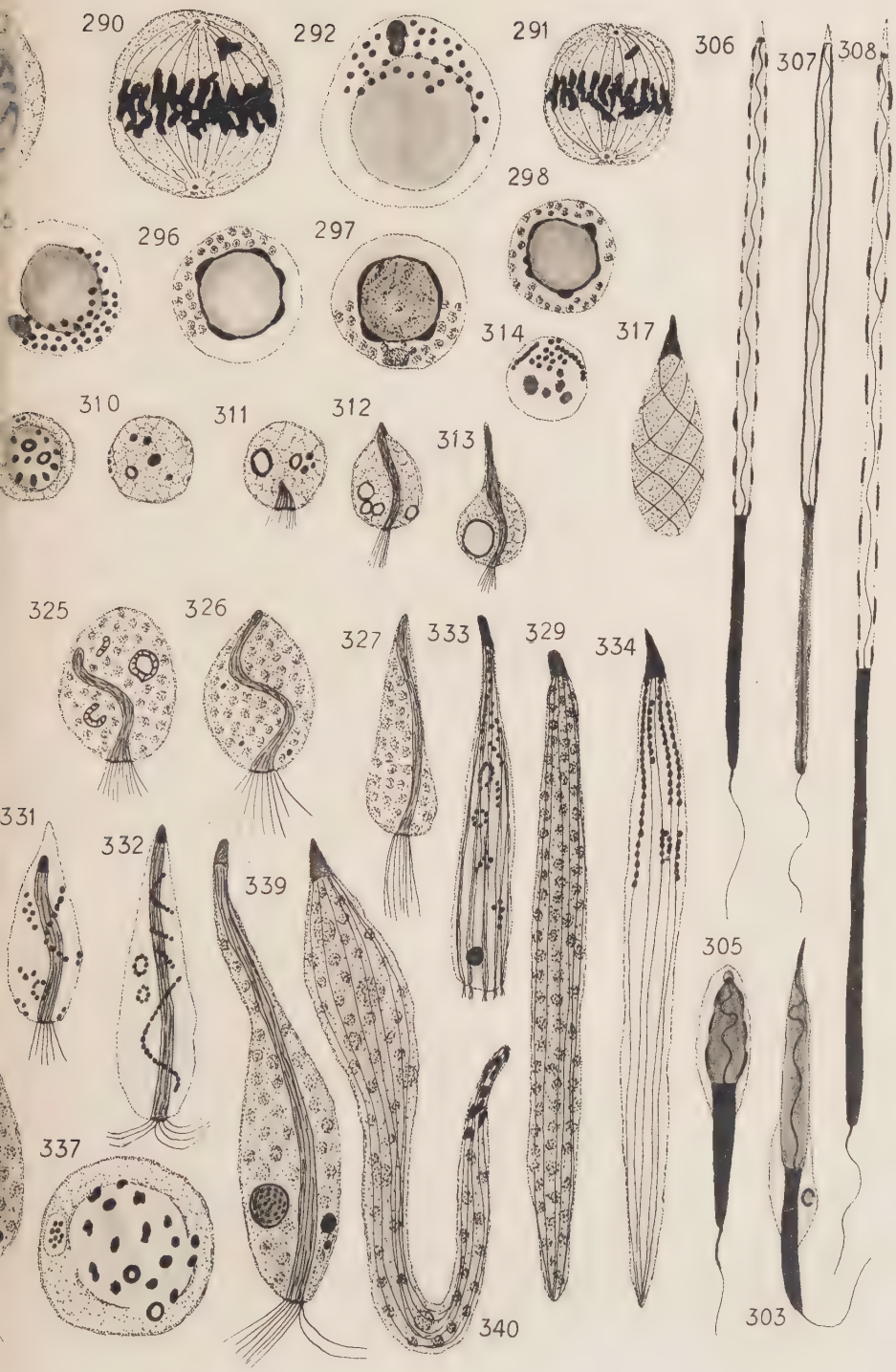

235
236
239
242
243
247
238
237
250
251
256
257
258
261
270
240
241
259
263
264
276
265
277
260
262

Yuet del.


245
246
266
267
269
268
249
253
254
255
273
274
272
275
280
281

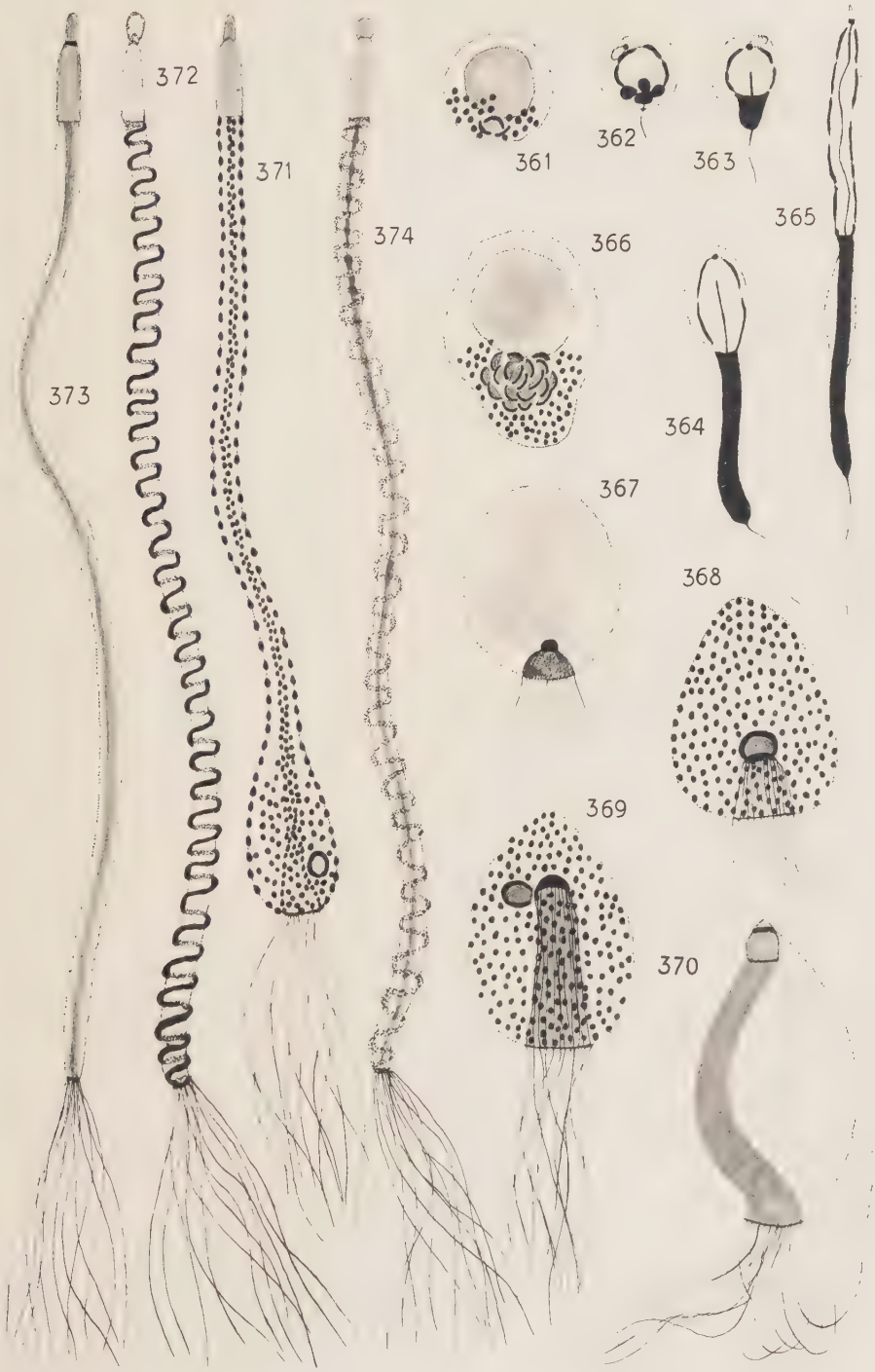
Auct. del.

SPERMATOGENÈS


290
292
291
306
307
308
298
296
297
314
317
310
311
312
313
325
326
327
333
329
334
331
332
339
305
337
340
303

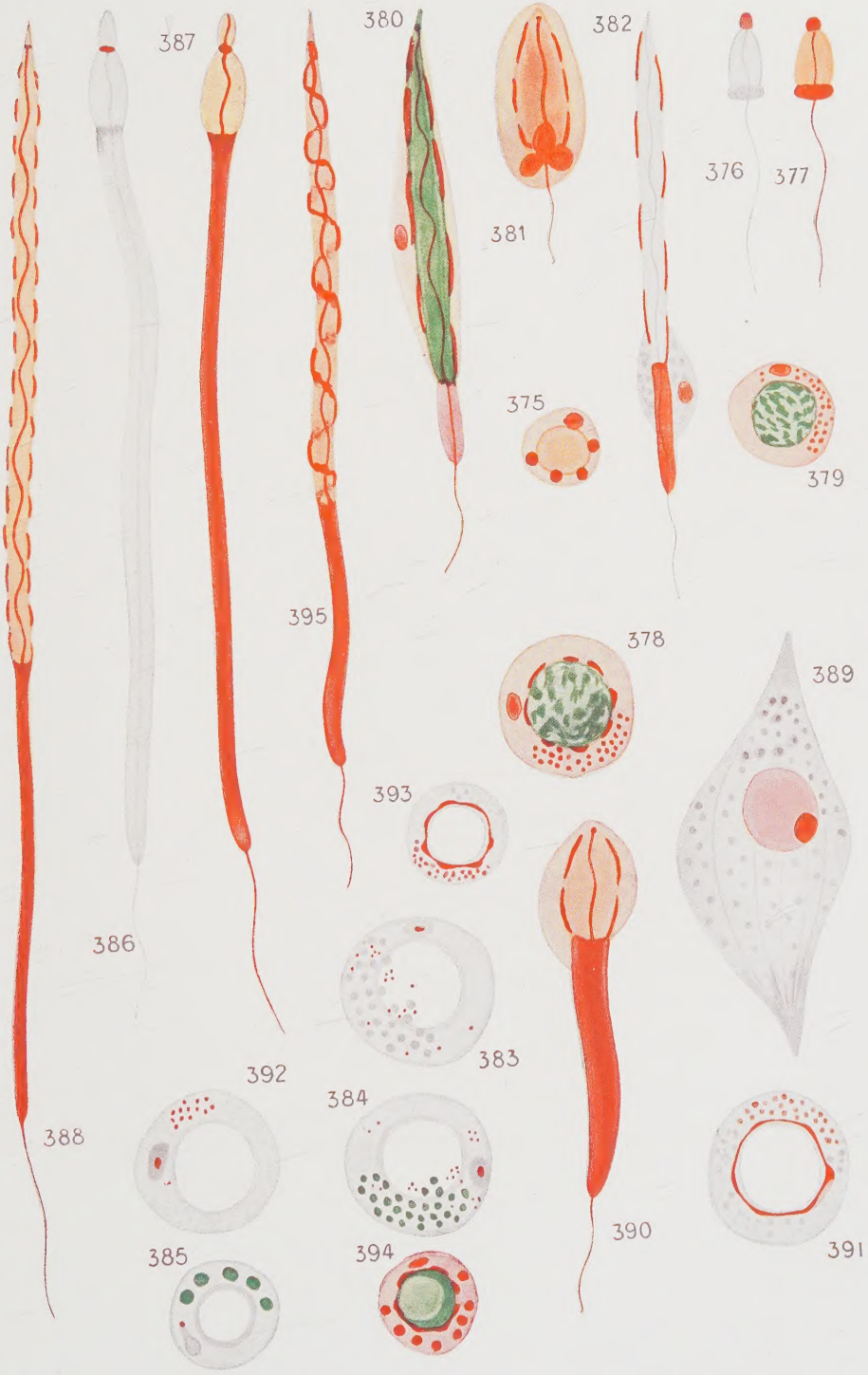
Auct. del.

343
345
341
346
342
344
354
349
348
347
352
357



Auct. del.

SPERMATOGENÈSE DES PROSOBRANCHES



Auct pinx.

Spermatogenèse